Relaciones entre los ojos de las orugas y los de las mariposas [1]

POR

DOMINGO SÁNCHEZ Y SÁNCHEZ

Catedrático y Ayudante del Instituto Cajal.

I

Preliminares.

El estudio de los fenómenos que tienen lugar durante las metamorfosis de los insectos, aun limitándolo sólo a los relativos al sistema nervioso, es y será durante mucho tiempo fuente copiosa de interesantes descubrimientos. Es tal la variedad y diversidad de formas y aspectos que esos fenómenos presentan en los diversos grupos, que en cualquiera de éstos se hallan disposiciones nuevas con frecuencia difíciles o imposibles de referir a las observadas en otros, aun estando relativamente próximos en la clasificación.

Esa gran variedad constituye, a nuestro modo de ver, uno de los mayores obstáculos con que se tropieza cuando se trata de acometer semejante estudio y a ello se deberá en gran parte la escasez relativa de informes precisos que hasta ahora se tienen respecto de esa cuestión. La inmensa mayoría de los autores que se han ocupado de los fenómenos de las metamorfosis de este importante grupo zoológico, ya con carácter general, ya limitándose al de determinados tejidos o sistemas orgánicos, convienen en afirmar que el relativo a los cambios experimentados por el sistema nervioso, está casi enteramente por hacer, a pesar de su extraordinaria importancia. Es, por consiguiente, campo inexplorado y, por tanto, campo propicio a prolijos descubrimientos, como lo demuestran bien claramente nuestras recientes investigaciones.

[1] Trabajo realizado en el Instituto Cajal. (Antiguo Laboratorio de Investigaciones biológicas de la Universidad de Madrid).

Más la empresa presenta, al menos por ahora, serias dificultades y aún las ha presentado mucho mayores, como indicaremos, siquiera sea brevemente, un poco más adelante.

Otros factores han influido también, además de la diversidad de formas y aspectos de tales fenómenos, en el estado de atraso en que se halla el estudio de esos cambios en comparación con los relativos a otros sistemas orgánicos. Ya en otros trabajos hemos indicado que la complejidad del asunto y las deficiencias de los métodos técnicos generalmente utilizados en las investigaciones de esta clase, han contribuído poderosamente y contribuirán acaso durante mucho tiempo a que una gran parte de los problemas que la cuestión encierra, sigan ocultando tenazmente su solución a las miradas de los más expertos investigadores.

Más es preciso reconocer que la parte imputable a los métodos técnicos en ese atraso no es tan considerable como en un examen superficial pudiera creerse. Baste saber, para cerciorarse de ello, que, como hemos demostrado en los aludidos trabajos, los más trascendentales cambios de estructura ocurridos en los centros nerviosos de los insectos durante las metamorfosis, incluso los del proceso histolítico por nosotros descubierto recientemente, se observan, como los de histogénesis, mediante el empleo de los métodos comunes de coloración con igual o mayor facilidad que con los considerados como específicos para el estudio del sistema nervioso. Estos han prestado, sin embargo, muy estimables servicios sin los cuales hubiesen permanecido ignorados durante mucho más tiempo importantes pormenores relativos a formas, estructuras y relaciones de los elementos integrantes de los centros nerviosos hasta hace poco enteramente desconocidos y han permitido sospechar la existencia de disposiciones de que no se tenia la menor noticia. El empleo paciente y metódico de estos métodos, entre los que merecen citarse en primera línea el de Golgi, el del azul de metileno de Ehrlich y los argénticos de Cajal, prometen copiosos frutos acaso para época no lejana.

Y hay todavía, como veremos después, algún factor que ha dificultado, acaso más que los que dejamos indicados, el estudio de los cambios experimentados por el sistema nervioso de los insectos durante las metamorfosis.

Más con lo expuesto no queremos decir que el asunto no hubiese sido abordado hasta ahora. Eminentes biólogos tales como Weismann, Patten, Viallanes, Anglas, Pérez, Pankrath, Hesse, Johansen, Berlese, Henneguy, Van Rees, Kovalsky, Mercier, etc., han publicado importantes trabajos relativos a los cambios experimentados por diferentes tejidos, aparatos o sistemas de diversas especies de insectos, consignando en algunos de ellos datos e informes interesantes sobre los que tienen lugar en el sistema nervioso de estos animales. Pero tales noticias son a todas luces insuficientes para dar idea exacta de esas transformaciones, y algunas de ellas, enteramente equivocadas, originaban cierta desorientación que ha contribuído a aumentar la dificultad en la resolución de algunos problemas muy interesantes.

Afortunadamente, los más explícitos, numerosos y concretos de esos informes y noticias a que acabamos de aludir se refieren a fenómenos ocurridos durante la evolución de los ojos compuestos de varias especies de insectos y, por consiguiente, tienen extraordinario interés para el objeto que ahora perseguimos.

Aun en lo que respecta a este asunto concreto, la inmensa mayoría de las investigaciones realizadas hasta hace pocos años, no muy numerosas por cierto, se han dirigido principalmente a las formaciones epidérmicas y sus dependencias inmediatas, consignándose, cuando más, algunos pormenores relativos a las conexiones de esos elementos con los centros ganglionares vecinos. Más en cuanto a las variaciones, ya de orden morfológico, ya del histológico y genético de los ganglios correspondientes a esos órganos, a las que experimentan las grandes masas centrales o cerebroides y a las relaciones de las formaciones larvales con las de los individuos adultos, nada absolutamente había podido hacerse.

Bastará echar una rápida ojeada sobre las excelentes monografías de Patten [1] y Phillips [2] sobre el desarrollo de los ojos de los hime-

[1] Patten (W.): «Development of the eye of *Vespa*, with observations on the ocelli of some insects». *Journ. of Morphology*, Boston, 1863.

[2] Phillips (E. I.): «The structure and development of the compound eye of the Bee». *Amer. Nat.*, vol. XXXVIII, 1924.—«Structure and development of the compound eye of the Honey Bee.» *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, volumen LVII, 1905.

nópteros; las de Pankrath [1] y Johansen [2] sobre los de los lepidópteros; las de Viallanes [3] y Zavrel [4] sobre los dípteros; las de Hesse [5] sobre varios grupos de artrópodos, etc., para convencerse de que no entró en sus propósitos el estudio de tales relaciones.

Al primer golpe de vista podría parecer extraño que cuestiones tan interesantes no hubiesen sido estudiadas por neurólogos y naturalistas a pesar de haber sido tantos y tan esclarecidos los que se han ocupado de los cambios ocurridos en los aparatos y sistemas orgánicos, distintos del nervioso, de los insectos durante las metamorfosis. Pero había un factor importantísimo que se oponia obstinadamente a que se emprendieran trabajos en ese sentido y aun invitaba a abandonarlos poco después de haberlos emprendido. Ocurriría a los demás investigadores lo que nos ocurrió a nosotros mismos, que más de una vez retrocedimos ante el obstáculo hasta que el razonamiento frío y sereno vino a demoler, tras grandes esfuerzos y no pocos sobresaltos, la ingente barrera que impedía penetrar en ese campo que, apenas explorado, ya ha proporcionado copiosos y sazonados frutos y sin duda alguna los proporcionará mucho más ricos y abundantes cuando más hábiles investigadores se dediquen a su cultivo.

Ese poderoso factor, que acaso pueda considerarse como integrado por otros varios, es el conjunto de prejuicios, relativos a esos fenóme-

1 Pankrath (O.): «Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven.» *Zeitschr. fur Wiss. Zool.*, Bd. XLIX, 1890.

2 Johansen (H.): «Ueber die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa.» *Zool. Anz.*, 15 Jahr., 1892.—«Sur le développement de l'œil composé de Vanessa.» *Congrès internat. de Zool. de Moscou*, II, p. 1893.—«Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticæ*, L.» *Zool. Jaharb.*, *Morph. Abth.*, Bd. VI, 1893.

3 Viallanes (H.): «Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux.» *Thèse de la Faculté des Sciences de Paris* y *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 6.ª serie, tomo XIV, 1882.—«Le ganglion optique de quelques larves de Diptères (Musca, Eristalis, Stratiomys).» *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 6.ª serie, tom. XIX, Art. 4, 1886.

4 Zavrel (F.): «Die Augen einiger Dipteren Larven und Puppen.» *Zool. Anz.*, Bd. XXXI, 1907.

5 Hesse (R.): «Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thiere. VII, Von den Arthropoden Augen.» *Zeitschr. f. wiss., Zool.*, Bd. LXX, 1901.

nos, admitidos como dogmas indiscutibles y que, por tanto, no se intentaba discutir, a pesar de la deleznabilidad de los fundamentos en que semejantes prejuicios se apoyaban.

Uno de esos prejuicios, al que hemos aludido alguna otra vez en nuestros trabajos sobre neurología de los insectos, atribuyéndole importancia tan decisiva, si no más, que a los otros factores antes indicados en el relativo atraso de estos estudios, consistía en admitir que el sistema nervioso de los insectos no experimentaba cambio alguno trascendental durante las metamorfosis, sino que pasaba de las larvas a las ninfas e insectos adultos sin otras variaciones que las indispensables para adaptar sus elementos a las nuevas formas.

Admitida esta manera de pensar, como se admitía sin que nadie, al parecer, abrígase la menor duda, se comprenderá fácilmente la razón que impidió a los autores antes citados, como a los neurólogos en general, buscar en los centros nerviosos variaciones de estructura y composición, cuya existencia resultaría enteramente inadmisible en virtud del citado prejuicio. Por eso sin duda no entraría, como antes decimos, en los propósitos de los autores antes citados (Patten, Phillips, Pankrath, Johansen, Viallanes, Zavrel, Hesse) el estudio de cambios estructurales en los centros ópticos de los insectos durante las metamorfosis.

Los efectos de ese importante factor repercuten también, naturalmente, como no podía menos de suceder, en las obras de carácter general tales como las de Henneguy [1] y Berlese [2] cuando, al resumir en un cuadro de conjunto los conocimientos relativos a la ciencia entomológica, se ocupan de los procesos que tienen lugar en los insectos metabólicos durante las metamorfosis.

Estos, como aquéllos, se limitan a afirmar, sin aducir argumento alguno para probarlo, que en las masas nerviosas centrales de las larvas se hallan contenidas, aproximadas las unas a las otras, como condensadas, en miniatura, podríamos decir, todas las formaciones que han de integrar las de los insectos adultos y que no necesitan más que desenvolverse, extenderse, crecer, en una palabra, para adquirir sus nuevas formas y adaptarse a las nuevas disposiciones.

Consecuencia lógica de ese prejuicio era la negación sistemática

1 Henneguy (F.): «Les Insectes», Paris, 1904.

2 Berlese (A.): «Gli Insetti.», t. I, Milano, 1909.

de la existencia de histolisis en los centros nerviosos de los insectos durante las metamorfosis. Y derivación inmediata de éste, otro prejuicio igualmente equivocado; la negación de la histogénesis durante el mismo proceso. Manifestaciones explícitas en este sentido se hallan consignadas en numerosos trabajos relativos a la histolisis e histogénesis de los diferentes tejidos orgánicos, tales como los de Anglas [1], Berlese [2], Pérez [3] y otros, al referirse, siquiera sea de pasada, a los que ocurren en el nervioso.

Las precedentes consideraciones, aún expuestas con la brevedad con que lo hemos hecho, justifican suficientemente, a nuestro entender, la carencia absoluta de trabajos relativos a las variaciones estructurales experimentadas por el sistema nervioso de los insectos al verificarse las metamorfosis. Este tema se consideraba definitivamente terminado. Más bien podríamos decir que era campo vedado a la investigación por los prejuicios antes mencionados. Porque admitiéndose como se admitía, de manera unánime, que los órganos nerviosos centrales de las ninfas e insectos perfectos, existen ya completamente formados en las larvas; ¿cómo pensar en que pudiesen experimentar los efectos de la histolisis? ¿Por qué y para qué habían de destruirse órganos que habían de volver a formarse con su misma estructura y caracteres?... Y, por otra parte, si en los ganglios de las larvas estaban ya contenidas todas las células de los adultos, ¿para qué había de haber histogénesis?...

Sin embargo, es preciso reconocer que alguna duda debía albergarse en la mente de los autores, puesto que cierto número de ellos, si no todos, afirmaban categóricamente que el estudio de las trasformaciones y cambios sufridos por el sistema nervioso, especialmente

1 Anglas (J.): «Note preliminaire sur les métamorphoses de la Guêpe et de l'Abeille. La lyocytose». *Compt. Rend. Soc. de Biologie,* 27 janvier, 1900.—«Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille». *Bull. Sc. France-Belg.*, tome XXXIV. Paris, 1901.

2 Berlese (A.): «Osservazioni sui fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici». *Riv. Patol. veget.*, vols. VIII (1899), XI (1900) y X (1901).

3 Pérez (Ch.): «Etudes sur la métamorphose des insectes». *Bull. Sc. France et Belgique,* vol. 37. Paris, 1903.—«Les phénomènes histolitiques de la métamorphoses des insectes». *Comp. Rend. Soc. de Biologie* tome LXVIII. Paris, 1910.

por las masas centrales de los insectos, durante la metamorfosis, está todavía sin hacer, apesar de su extraordinaria importancia.

Nuestras recientes investigaciones han destruído de una vez aquellos prejucios y demolido las murallas que impedían la exploración de ese extenso y rico campo, abriendo en él sendas que, como indicado queda, ya han conducido a interesantes descubrimientos y conducirán pronto a otros muchos, cuando laboren en él hábiles investigadores. El descubrimiento de la histolisis en los centros nerviosos [1] y la demostración indiscutible de los fenómenos absolutamente necesarios de la histogénesis en los mismos [2] han destruído para siempre, como lo reconoce el sabio Profesor Lhermitte [3], en su referencia de uno de nuestros trabajos sobre la histolisis, aquélla tan ingeniosa como extraña concepción de los órganos, aparatos e individuos, reproducción en miniatura de los adultos, contenidos en las formas embrionarias y larvales, concepción de antiguo desechada para las superiores y para el desarrollo embrionario en general, pero que aún se defendía como en su último baluarte, en la evolución de los centros nerviosos de los insectos durante las metamorfosis.

Y nos parece oportuno advertir que uno de los factores que mejores servicios nos prestaron para romper la valla que cerraba el paso a la investigación de los cambios sufridos por los centros nerviosos de los insectos durante las metamorfosis, permitiéndonos penetrar en ese amplio campo hasta entonces inexplorado, fué el conocimiento de la suerte que corren los elementos constitutivos de los ojos de las orugas al realizarse el proceso de crisalidación, suerte que, como se verá a continuación, difiere notablemente de la que se les atribuía antes de la publicación de nuestras investigaciones relativas a la

1 Sánchez y Sánchez (Domingo): «Investigaciones sobre la histolosis de los centros nerviosos de algunos insectos y su influencia en las metamorfosis». *Libro en honor de D. Santiago Ramón y Cajal,* t. I, págs. 421-454. Madrid, 1922.—«L'histolyse dans les centres nerveux des insectes». *Trav. du Laborat. de Rech. biol. de l'Univers. de Madrid,* tome XXI, 1923.—«El descubrimiento de la histolisis en los centros nerviosos de los insectos». *Arch. de Neurobiologia* tomo IV, núm. 4, 1924.

2 Sánchez y Sánchez (Domingo): «L'histogenèse dans les centres nerveux des insectes pendant les métamorphoses». *Trav. du Laborat. de Recherches biolog. de l'Univers. de Madrid,* tome XXIII, 1920.

3 *L'Encéphale.* XIX Année, núm. 9, págs. 608-610. Noviembre, 1924.

evolución de los elementos nerviosos en la retina de algunos insectos [1].

Estas consideraciones justifican suficientemente la importancia y trascendencia del asunto que forma el objeto de este trabajo, que se refiere a la participación que toman los ojos de las orugas en la formación de los compuestos de las mariposas.

Bien hubiéramos querido dar a este trabajo mayor amplitud, extendiéndole a otros grupos, particularmeute de insectos metabólicos. Pero la carencia casi absoluta de datos de observación personal relativos a ciertos órdenes tales como los coleópteros y los dípteros y la relativa escasez de los que tenemos respecto a los himenópteros, nos impiden abordar, por ahora, ese interesante problema, que habrá de ser objeto de nuevas estudios.

Tal vez pudiéramos emprender, con los datos que poseemos, un trabajo de carácter general extensivo a todos los insectos, pero la gran variedad que, como en otras ocasiones hemos indicado, ofrecen los fenómenos análogos en los diversos grupos, dificulta en gran manera todo intento de generalización so pena de exponerse a incurrir en errores trascendentales.

Consideradas desde el punto de vista que ahora lo hacemos, las diferencias entre las larvas sedentarias y las que necesitan ver para moverse al aire libre y cumplir sus funciones orgánicas, son tan grandes que acaso no sean susceptibles de comparación o lo sean sólo dentro de límites muy restringidos. Pero probablemente en todos los grupos de insectos metabólicos, cuyas larvas estén provistas de ojos y gocen bastante libertad de movimientos bajo la acción de la luz, las relaciones entre los ojos larvales y los compuestos de los insectos perfectos serán muy semejantes, como lo serán también los fenómenos que acontecen en todos ellos durante las metamorfosis.

En atención a las indicadas razones, limitamos por ahora nuestro estudio a los lepidópteros, respecto de los cuales contamos con mayor número de datos. Los poseemos, en efecto, muy numerosos sobre *Pieris brassicæ* y *Sericaria mori*, y menos abundantes sobre *Euproctis chrysorrhoea*, *Thaumetopoea pityocampa* y algunos *Liparis*.

[1] Sánchez y Sánchez (Domingo): «Sobre el desarrollo de los elementos nerviosos en la retina del *Pieris brassicæ*, L.» *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas de la Universidad de Madrid*, tomo XVI. Madrid, 1918.

Mas si añadimos a los nuestros los suministrados por Johansen [1] sobre *Vanessa urticæ,* por Pankrath [2] sobre *Gastropacha rubi* y por Hesse [3] sobre *Euprepia caja,* creemos que puede hacerse una información bastante completa sobre el particular.

II

Indicaciones relativas al material empleado y a la técnica seguida.

Para seguir paso a paso las diferentes fases evolutivas de los órganos visuales de las especies estudiadas durante las metamorfosis, hemos procurado tomar individuos en periodos distintos del desarrollo, aun cuando bastante próximos entre si, de manera que pudiesen ser eliminadas por completo, o casi por completo, las probabilidades de que escapase a la observación ningún cambio importante o trascendental.

Tomando, como nosotros lo hemos hecho, lotes de individuos bastante numerosos y separados por lapsos de tiempo suficientemente cortos en relación con la rapidez del desarrollo de cada especie, puede asegurarse que las preparaciones contendrán la serie completa de los cambios. Porque la variación individual, casi siempre bien acentuada, hace que en un mismo lote se hallen individuos en períodos distintos del desarrollo y, por tanto, lejos de apreciarse soluciones de continuidad en las formas o fases evolutivas, hay siempre verdadera superposición.

Sin duda sería útil describir con algún detalle los procedimientos seguidos para cada una de las especies estudiadas en particular. Mas a fin de abreviar en lo posible este trabajo, indicaremos sólo los rasgos fundamentales relativos al *Pieris brassicæ* y a la *Sericaria mori* que serán suficientes para dar idea bastante cabal del procedimiento que, a nuestro modo de ver, puede seguirse con provecho en cada caso particular.

[1] Johansen (H.), obras citadas.
[2] Pankrath (O.), Op. cit.
[3] Hesse (R.), Op. cit.

Las preparaciones de *Pieris* que hemos utilizado para la confección de este trabajo, pueden considerarse distribuidas en cuatro grupos diferentes [1], a saber:

1.° Las preparaciones de este primer grupo proceden todas de orugas que se hallaban en pleno período de actividad; es decir, antes de iniciarse los fenómenos de preparación para sufrir la última muda. (Fines del mes de septiembre y principios de octubre.) Generalmente hemos elegido individuos robustos y de tamaño relativamente grande, porque así resultan un poco más facilmente manejables los elementos utilizables (la cabeza solamente).

2.° Este segundo grupo está formado igualmente de orugas, pero sólo comprende aquellas que, habiendo abandonado su residencia habitual y, por tanto, el alimento, se encaminaban al punto donde habían de instalarse para sufrir las metamorfosis; pero sin haber llegado a fijarse.

3.° También las preparaciones de este tercer grupo proceden de orugas. Pero éstas estaban todas en período de preparación para trasformarse en crisálidas, período que suele llamarse, aunque harto impropiamente, *de suspensión*, porque las orugas se fijan en el punto donde han de sufrir la última muda por una especie de faja o cinturón de seda, con el cual queda luego sujeta la crisálida, además de los otros medios de fijación de todos conocidos, hasta que nace el insecto perfecto. Es el período llamado también *de crisalidación*.

Como en este período el organismo experimenta cambios tan considerables que originan una forma enteramente distinta de la oruga de donde procede, hemos procurado seguir paso a paso todas esas trasformaciones. Para lograrlo hemos tomado individuos que, a ser posible, correspondiesen a todos los momentos evolutivos, y, aunque en realidad puede decirse que constituyen una serie continua, puede distribuirse, a su vez, el total de las preparaciones en tres subgrupos formados de la manera siguiente:

a) De orugas en el principio de dicho período. Todos los ejemplares fueron sacrificados durante las primeras veinticuatro horas del

1 Quien desee más ámplios pormenores sobre este particular, puede consultar nuestro trabajo «Sobre el desarrollo de los elementos nerviosos en la retina del *Pieris brassicæ* L.» aparecido en los *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas de la Universidad de Madrid*, tomo XVI, 1918.

período de crisalidación, aunque en momentos distintos. Unas, mientras elaboran los medios de fijación (hebras de seda del cinturón, pinceles caudales), y otras, a las ocho, doce, diez y seis, veinte y veinticuatro horas de la fijación.

b) De orugas en pleno período de suspensión, durante el segundo día de ésta y en lotes espaciados entre sí de ocho a doce horas.

c) De orugas que se hallaban hacia el final de dicho período y, por consiguiente, bastante cerca del momento de la última muda de la oruga y consiguiente aparición de la crisálida (final del segundo día y el tercero hasta la aparición de la crisálida); tomando lotes con intervalos de seis a diez horas.

4.° Las de este grupo corresponden a crisálidas muy jóvenes, no excediendo, en general, de los dos primeros días siguientes al momento del nacimiento. Pueden considerarse distribuídas en cuatro secciones como sigue:

a) Crisálidas recién nacidas; es decir, sacrificadas en el momento en que las orugas, desprendiéndose de su antigua envoltura, dejan aparecer a aquéllas.

b) Crisálidas de menos de doce horas.

c) Crisálidas de menos de veinticuatro horas.

d) Crisálidas comprendidas ente veinticuatro y treinta y seis horas y entre treinta y seis y cuarenta y ocho.

5.° Este último grupo, el más rico y variado de todos, abarca casi todo el desarrollo de las crisálidas, desde los primeros días de su vida hasta la aparición de los insectos perfectos. Como el período de crisalidación en esta especie dura, por término medio, desde principios de octubre hasta fines de abril o principios de mayo, según el régimen de temperatura, conviene tomar lotes bastante numerosos para tener cierta seguridad de que no queda espacio apreciable entre las formas examinadas. Nosotros poseemos de 25 a 28 lotes de cada año, cogidos a intervalos de ocho a diez o doce días. Mas como los tenemos de varios años y, por otra parte, la variación individual ofrece bastantes diferencias, abrigamos la confianza de contar con preparaciones que muestran todos los momentos del proceso.

Esta gran variabilidad en el desarrollo de los individuos, dependiente de varias causas, entre las que ocupan lugar preferente las condiciones del sitio en que las crisálidas están instaladas, y su orientación

hace que con mucha frecuenia se hallen en un mismo lote individuos en fases muy distintas de su evolución. Pero hablando en términos generales puede decirse que existe una relación bastante constante entre el momento en que los ejemplares son cogidos y su estado de desarrollo.

Aludiremos, pues, con mucha frecuencia en el curso de este trabajo, cuando tratemos de indicar el momento del desarrollo a que corresponden las disposiciones observadas, a la fecha en que fueron cogidas las crisálidas, con lo cual se quiere dar, naturalmente, idea aproximada del momento de su evolución en que se hallan. Mas conviene no olvidar que tomamos como tipo de comparación las formas de desarrollo medio; es decir, aquellas en que son más concordantes los factores temporal y evolutivo.

En el gusano de seda (*Sericaria mori*), en el que por las condiciones especiales en que vive en nuestros climas apenas influyen las variaciones atmosféricas, el desarrollo es bastante uniforme y las relaciones entre la fase evolutiva y el momento en que los individuos son sacrificados, es más constante. La variación individual, aunque perceptible, es mucho menos acentuada que en el *Pieris*, cuyos individuos permanecen continuamente expuestos a todos los cambios meteorológicos, a los que dependen de la orientación del lugar en que las larvas se hallan instaladas y otras circunstancias que no es necesario enumerar aquí. Por esta razón existe siempre en aquél más íntima correlación entre el estado del proceso evolutivo y el momento de la observación.

Empero el desarrollo de la *Sericaria* es mucho más rápido que el del *Pieris*. Apenas dura la décima parte de éste y, por consiguiente, si se quiere tener la seguridad de observar todas las fases de aquél, es preciso recoger los lotes, si no de día en día, con intervalos de dos o tres días, sobre todo en las fases finales; que en las primeras deben tomarse individuos con intervalos menores de un día, si se quiere seguir paso a paso la marcha de los fenómenos evolutivos.

Nuestras preparaciones de *Sericaria* pueden distribuirse en los grupos siguientes:

1.° Orugas normales próximas al período de elaboración del capullo.

2.° Orugas que estaban elaborando el capullo, cogiendo ejemplares correspondientes al principio, al medio y al fin, entendiendo por

éste el momento en que la oruga queda completamente cubierta e invisible en el capullo.

3.° Orugas tomadas durante el primer día de su reclusión definitiva.

4.° Orugas durante el segundo día de la reclusión (al final del cual se hace la muda que deja libre a la crisálida).

5.° Crisálidas cogidas durante el primer día de su nacimiento (tercer día de reclusión en el capullo).

6.° Crisálidas cogidas con dos o tres días de intervalo, haciendo un total de unos diez lotes en junto para cada serie.

Conviene advertir que, cuando se haga uso de ejemplares pertenecientes a especies no habituadas, como el gusano de la seda, a la domesticidad y se les tenga cautivos, es preciso tener mucha precaución para no perturbar la marcha del desarrollo, porque cualquier deficiencia en el cultivo se traduce por anomalías en el proceso evolutivo que pueden conducir a errores de interpretación.

*
* *

Para el estudio de las relaciones entre los ojos de las orugas y los compuestos de las mariposas, y probablemente también para el de algunos otros grupos de insectos de metamorfosis complicadas, no hace falta recurrir a métodos técnicos especiales. En términos generales puede decirse que los llamados métodos comunes de coloración histológica pueden dar resultados bastante satisfactorios.

Nosotros nos hemos servido únicamente del método del nitrato de plata reducido ideado por Cajal y varias fórmulas de hematoxilina, preferentemente las de Hensen, Bœhmer, Ehrlich y Heidenhain.

Incluímos el método de Cajal, generalmente llamado del nitrato de plata reducido, entre los considerados como métodos comunes, porque, como hemos demostrado hace tiempo [1] y saben perfectamente cuantos lo han utilizado, además de su especificidad como método neurológico, se puede emplear, frecuentemente con excelente resultado, para estudios de estructura y distribución topográfica de los

[1] Sánchez y Sánchez (Domingo): «El método de Cajal en el sistema nervioso de los invertebrados». *Asoc. Esp. para el Progr. de las Ciencias*, Congreso de Zaragoza. Madrid, 1910.

elementos histológicos. Aunque nosotros nos hemos servido preferentemente de la fórmula segunda (fijación en alcohol de 90° durante veinticuatro horas e impregnación subsiguiente en solución de nitrato de plata a 5 ó 6 por 100, de cinco a seis días y reducción subsiguiente, previo lavado en agua destilada, en la solución reductora de ácido pirogálico o hidroquinona y formol), dan también buenos resultados casi todas las otras fórmulas. Como en el caso presente sólo se trata de comprobar la persistencia de ciertas agrupaciones estructurales y seguirlas en su emigración, no influyen mucho las modalidades del método.

La parte más considerable de nuestras preparaciones teñidas con hematoxilina lo fueron con las fórmulas de Hensen y de Bœhmer; pero también hemos empleado otras, tales como las de Ehrlich, Heidenhain y algunas más, con éxito, no sólo aceptable, sino bastante satisfactorio.

La coloración de una gran parte de nuestras preparaciones a la hematoxilina fué hecha en cortes ejecutados previa inclusión en celoidina y siempre perfectamente seriados. Pero en otras muchas, la coloración se realizó en masa, y este procedimiento, que es sin duda más cómodo y rápido que aquél, nos ha proporcionado preparaciones tan buenas o mejores que las ejecutadas tiñendo en cortes. Para objetos tan delicados y de estructura tan complicada como son las cabezas de los insectos y sus larvas, la coloración en masa resuelve algunas dificultades sin originar daño alguno.

La permanencia de las piezas en la solución colorante puede ser muy variable, de seis a doce horas, y algunas veces más, sobre todo si se emplean soluciones convenientes diluídas, vigilando la coloración para que no resulte excesiva. Mas en el caso de que esto último sucediera, se puede remediar fácilmente el inconveniente haciendo uso del alcohol clorhídrico hasta quitar el exceso de color, tratando luego los cortes, como de ordinario, por un álcali (el amoníaco, por ejemplo) para reforzar el color azul.

III

Breve reseña de la estructura de los ojos de las orugas.

Para poder seguir la marcha del proceso de sustitución de los ojos de las orugas por los de los insectos perfectos, juzgamos indispensable hacer una reseña, aunque sea muy breve, de la conformación, es-

tructura y relaciones principales de aquéllos, sin lo cual creemos que sería muy difícil, si no imposible, la fiel interpretación de los hechos.

La conformación general y la estructura de los ojos en las larvas de los insectos metabólicos (de metamorfosis complicadas) es asunto bien conocido para que nos detengamos ahora en hacer un estudio, minucioso y detallado, de esos órganos en las especies de que en este trabajo vamos a ocuparnos.

Si alguien deseara conocer pormenores precisos sobre este interesante asunto, así como sobre las relaciones de estos órganos larvarios con los ojos compuestos de los individuos adultos, puede consultar con fruto las obras magistrales de Landois, Butschli, Grenacher, Viallanes, Patten, Pankrath, Johansen, Escherich, Phillips, Henneguy, Zavrel, Berlese, etc., en las que hallará numerosos e interesantes datos relativos a diferentes especies de diversos órdenes de insectos.

A pesar de la variación tan considerable que, por lo común, existe entre las formas pertenecientes a los distintos grupos, hállanse, sin embargo, entre unas y otras ciertas analogías, que permiten descubrir un conjunto de rasgos generales comunes a todas ellas.

Pero cuando se trata de seguir el proceso evolutivo de aquellos órganos en un grupo determinado, como nos lo proponemos ahora, esos rasgos de conjunto resultan, a veces, insuficientes para poder referir, con alguna precisión, a los distintos territorios, las disposiciones observadas en cada uno de ellos y sus relaciones recíprocas.

Además existen, al parecer, diferencias tan considerables entre las diferentes especies, aun las pertenecientes a grupos bastantes afines, a juzgar por las descripciones hechas por los distintos autores, que de no estar advertidos oportunamente, acaso hubiera peligro de incurrir en errores trascendentales.

Por estas razones estimamos absolutamente necesario exponer aquí, aunque sólo sea a grandes rasgos, algunas consideraciones relativas a la conformación general de los ojos de las orugas, tomando como tipo las de *Pieris brassicæ*, a las cuales referiremos las demás, para poder determinar con precisión las relaciones que tengan los diferentes elementos constitutivos de esos órganos con los ojos compuestos de los insectos perfectos.

A semejanza de lo que ocurre en gran parte de los lepidópteros, si no en todos, los ojos sencillos o elementales integrantes del apara-

to o sistema visual en las orugas de *Pieris*, hállanse situados, como de todos es sabido, a los lados de la cabeza, esparcidos en un area relativamente amplia, que ocupa las regiones inferiores de aquella, cuyo límite inferior corre muy cerca y un poco por encima de la inserción de las mandíbulas. Cuadra bien, por consiguiente, a cada una de esas agrupaciones de ojuelos o elementos oculares larvales la denominación de *ojos diseminados* con que Berlese ha designado a los órganos de esa clase [1].

En lo que a los rasgos generales se refiere, nuestras observaciones confirman las de Landois [2], Pankrath [3], Hesse [4], etc., por cuya razón prescindiremos de cuanto se refiere al número, forma, distribución, tamaño relativo, etc. Pero nos parece indispensable hacer algunas indicaciones sobre ciertos otros puntos concretos, sin las cuales sería difícil interpretar algunos hechos que más adelante hemos de consignar.

La porción periférica de cada ojo sencillo está constituída por una especie de estuche cilíndrico un poco prominente sobre las superficies circundantes, con el borde libre festoneado.

Este estuche o pedículo cilíndrico o cilindro-cónico, especie de pilar o columnilla en que se implantan los elementos visuales periféricos, está formado por la cutícula quitinosa fuertemente ennegrecida (fig. I, A) y le cierra exteriormente, a manera de opérculo, una gruesa membrana clara y transparente, que en unión de aquel protege los elementos internos, frágiles y delicados, contra los agentes exteriores.

Esa membrana transparente, opercular, desempeña, además, oficio de medio diáfano refringente, el primero que ha de atravesar la luz al penetrar en el ojo. Es una verdadera córnea (fig. I, *a*) y como tal ha sido considerada siempre por los autores. Es, pues, uno de

1 Berlese (A.): «Gli insetti. Loro organizzazione, svilupo, abitudini e rapporti coll'Uomo.» Milano, 1909.

2 Landois (H.): «Die Raupenaugen (Oculi compositi mihi)» *Zeitschr f. Wiss. Zool.*, Bd. 16, 1866.

3 Pankrath (O.): «Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven.» *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. 49, 1890.

4 Hesse (R.): «Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 7. Von den Arthropoden-Augen.» *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. 70, 1901.

los elementos integrantes del aparato visual y como tal la describiremos.

En esta breve reseña seguiremos la nomenclatura adoptada en la generalidad de los trabajos en que se estudian estos órganos y descri-

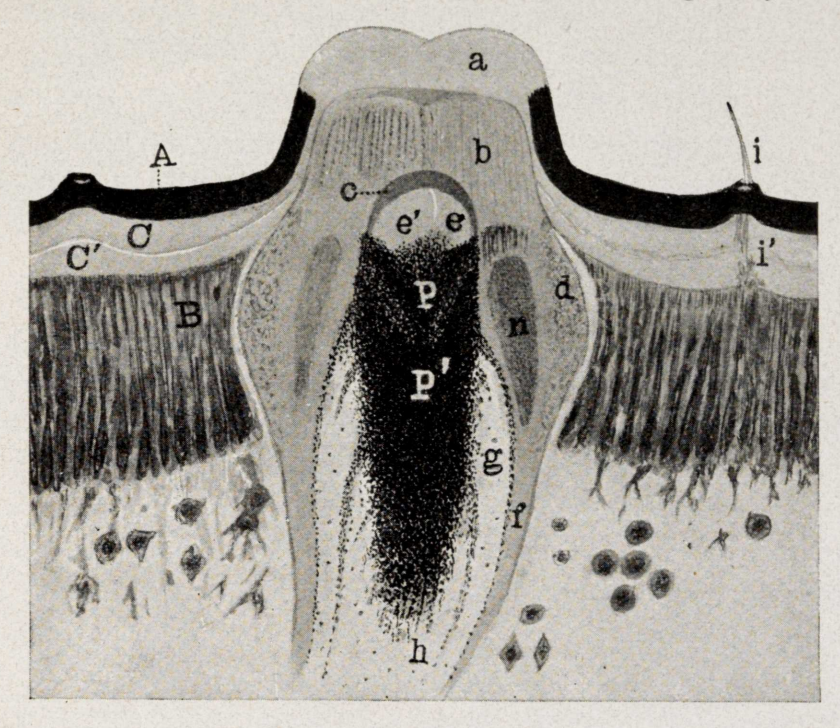


Fig. 1.—Porción de un corte de cabeza de oruga de *Pieris brassicæ* pasando por el eje de un ojo. *A*, *C*, *C'*, capas de la cutícula quitinosa; *B*, epidermis de las regiones circundantes del ojo; *a*, córnea; *b*, *d*, *f*, porciones de una de las células del cuerpo envolvente; *n*, núcleo de la misma; *c*, casquete que cubre al cristalino; *e*, *e'*, cristalino; *p*, *p'*, *g*, *h*, grupos de células retinulares; *i*, *i'*, pelo.

biremos sucesivamente la *córnea*, el *cuerpo envolvente* o *de revestimiento* (*Umhüllungskörper* de Pankrath), el *cristalino*, la *retinula* y por último el *nervio óptico*.

1. **Córnea.**

A diferencia de lo que ocurre en la mayor parte de los insectos y sus larvas, las córneas no aparecen, bajo la forma de masas lenticulares biconvexas en las orugas de *Pieris bassicæ* más que excepcionalmente. En la generalidad de los casos presentan los caracteres de verdaderos meniscos convergentes, convexos por fuera y cóncavos por

dentro. Algunas veces, sin embargo, ofrecen el aspecto de lentes plano-convexas con la convexidad externa, y solo por excepción, como acabamos de indicar, son biconvexas. Mas en este caso la convexidad de la cara interna es ordinariamente muy pequeña.

En la *Sericaria* se observan disposiciones semejantes a las de *Pieris*, aun cuando no dejan de ofrecer diferencias apreciables. En la inmensa mayoría de los ojos de los gusanos de la seda son también meniscos convergentes; pero la concavidad de la cara profunda parece menos pronunciada, las formas plano-convexas suelen ser algo más abundantes y acaso por esa misma tendencia aparecen con mayor frecuencia las formas biconvexas.

A juzgar por los datos suministrados por nuestras observaciones y los consignados por los autores que de este asunto se han ocupado, la forma de las córneas en las orugas de los lepidópteros debe ser bastante variable, no sólo en las diferentes especies, sino en una misma y aun en los distintos ojos de un solo individuo. Pankrath [1] halló en las orugas de *Gastropacha rubi*, como nosotros en *Pieris* y *Sericaria*, córneas biconvexas, plano-convexas y cóncavo-convexas, aun cuando con predominio muy grande, al parecer, de las primeras. Hesse [2], en cambio, parece haber observado únicamente córneas biconvexas, generalmente muy acentuadas, tanto en *Euprepia* (*Arctia*) *caja* como en *Smerinthus ocellatus;* y ésta parece ser, de ordinario, la forma dominante, aun cuando la convexidad de la cara profunda sea más o menos acentuada, como lo hace notar Berlese [3].

En cambio, la convexidad de la cara externa de la córnea parece ser un carácter constante, si bien el agrado de convexidad es muy variable.

Preciso es advertir, sin embargo, que en nuestras preparaciones de *Pieris*, tanto en las realizadas con las diferentes fórmulas de la hematoxilina, ya con fijación en formol, ya en alcohol, como con el nitrato de plata reducido, la córnea presenta con mucha frecuencia, en los cortes longitudinales, una depresión central (fig. 1, *a*), de la que parten surcos radiales, que produce la sensación de que estuviese formada por la soldadura de varias porciones semejantes a husos esféricos concurrentes en el centro.

1 Pankrath (O.): «Loc. cit.»
2 Hesse (R.): «Loc. cit.»
3 Berlese (A.): «Loc. cit.»

Esta disposición, que no parece debida a la acción de los reactivos, debe depender de que en el *Pieris* se traduce al exterior la verdadera constitución del disco corneal que, como luego veremos, está formado de tres porciones diferentes segregadas por otras tantas células subyacentes, cuyas líneas de unión forman verdaderos surcos, los cuales van a reunirse en el centro de la córnea, donde la depresión llega a su máximo.

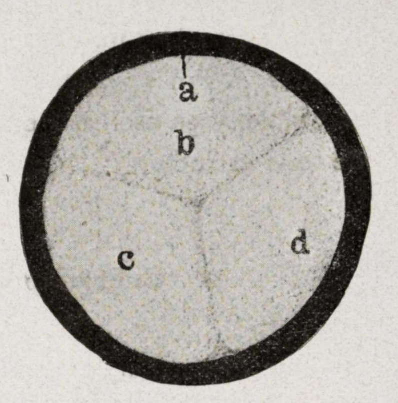


Fig. 2.—Un ojo de oruga de *Pieris brassicæ* visto de frente; *a*, rodete formado por la cutícula quitinosa que rodea el ojo; *b*, *c*, *d*, los tres sectores circulares que forman la córnea, entre los que se ven las líneas de unión.

Sí, como parece, esa depresión de la superficie externa de la córnea no fuera, como acabamos de indicar, una deformación producida por la acción de los reactivos, constituiría un defecto muy importante para la visión. Los rayos luminosos se desviarán, al atravesar ese medio, tanto más cuanto más cerca caigan del centro del aparato refringente, precisamente los que parece que habrían de producir el mayor efecto útil.

Vista la córnea de frente (fig. 2), esto es, en la dirección del eje del ojo, presenta forma circular y en ella se descubren, frecuentemente con bastante claridad, tres líneas radiales, unas veces un poco claras, otras algo más obscuras que el resto de la superficie corneal, las cuales parten del centro y se desvian bajo ángulos de unos 120 grados. Esas líneas denuncian claramente la división del disco corneal en tres sectores circulares próximamente iguales (figura 2, *b*, *c*, *d*).

Esta disposición fué bien observada por Pankrath y Hesse en otros lepidópteros, particularmente en los bombícidos, y probablemente constituye carácter general cuando menos de las orugas, si no es que corresponde también a las larvas de otros órdenes de insectos.

La córnea corresponde, como sucede en todas las orugas, a la capa interna o profunda de las dos que componen la cutícula quitinosa cefálica, la cual, como de todos es sabido, está formada de dos zonas diferentes: una superficial, intensamente ennegrecida (fig. 1, *A*), y la otra profunda, transparente (fig. 1, *C*).

En los individuos vivos la córnea acaso sea enteramente transparente; pero después de sufrir la acción de los medios fijadores (alcohol, formol, bicromato, sublimado, etc.), mirada de frente, se muestra sembrada de numerosas y delicadas granulaciones que apenas se tiñen bajo la acción de las substancias colorantes. En las secciones longitudinales se observan casi siempre en ella finísimas estrías concéntricas, como si estuviese formada por numerosas capas muy delgadas superpuestas. Algunas veces, sin embargo, esa especie de estratificación no es visible, y en ese caso parece enteramente homogénea, desprovista de toda estructura.

2. **Cuerpo envolvente o de revestimiento.**

Esta formación, denominada *Umhüllungskörper* por Pankrath y *Mantel* o *Manto* (Mantel) por Hesse, está constituída, como observaran aquellos autores y han comprobado después Henneguy, Berlese y cuantos de este asunto se han ocupado, por tres células colosales que, a manera de casquetes fusiformes reunidos por sus bordes y excavados interiormente a manera de duelas de tonel, limitan una cavidad en la cual se alojan los demás elementos componentes del ojo. Por este motivo ha recibido esa formación, con buen acierto, según hace notar oportunamente Pankrath, el nombre de *cuerpo envolvente* (Umhüllungskörper), que hemos traducido simplemente al castellano, pero que pudiera designarse en nuestro idioma *formación perióptica*, acaso con más propiedad y precisión.

En cortes longitudinales y transversales del ojo es fácil determinar las dimensiones, forma, caracteres y relaciones de esas células gigantescas.

En secciones pararelas al eje del órgano (fig. 1) aparecen bajo forma de robustas mazas, con la parte gruesa situada superficialmente y la delgada o mango prolongada hacia adentro, y tanto más adelgazada cuanto más profundamente penetra.

La cabeza o parte gruesa de la maza puede, a su vez, considerarse formada de dos porciones diferentes: una externa y la otra interna, pudiendo denominarse esta última porción media, por su situación.

Estudiaremos, por consiguiente, en cada una de estas grandes cé-

lulas, tres partes distintas: una *externa* o *superficial*, otra *media* y la otra *interna* o *profunda*.

La *porción periférica* (fig. 1, *b*), de dichas células corresponde, en su mayor parte, al pedículo o columnilla cuticular en que se aloja esa parte del ojo y está completamente rodeada exteriormente por la cutícula quitinosa. En las superficies de sección aparece finamente estriada en el sentido de la longitud estando formada la estriación por líneas de menudos granos.

La superficie externa, en íntimo contacto con la interna de la córnea, es convexa, plana o cóncava según sea la cara interna de la lente corneal cóncava, plana o convexa.

Lateralmente confina, como acabamos de indicar, con la cutícula quitinosa de la columnilla ocular. A su nivel se adelgaza de tal manera la capa transparente de dicha cutícula, que se reduce a una delgadísima lámina interpuesta entre el estuche negro exterior y el cuerpo celular.

Interiormente, las porciones correspondientes de las tres células gigantes, se ponen en contacto recíproco, no dejando entre sí ningún espacio vacío, sino que se tocan por superficies planas, radiantes a partir del eje del ojo, bajo ángulos de unos 120°, como las líneas radiantes de la córnea, con las que se corresponden.

Profundamente y a cierta distancia de la córnea, esta porción de las mazas se excava en las tres células originando así una cavidad cupuliforme destinada a recibir el cristalino, cavidad que se continúa por dentro con el espacio en que se hallan contenidos todos los elementos receptores del ojo, o sean las células retinulares.

La *porción media* de las grandes células (fig. 1, *d*), la más gruesa de todas, contiene el núcleo (fig. 1, *n*), de colosales dimensiones también, en relación con la enorme talla de las células. En esta parte la estriación longitudinal, que tan claramente se manifiesta en la porción externa de la maza, se borra insensiblemente y las granulaciones obscuras se ven diseminadas en la masa protoplásmica, acumulándose en mayor cantidad en las regiones más distantes del eje del ojo, donde a veces forman grupos más densos que simulan formaciones pseudonucleares.

Esta porción es convexa por fuera y, reuniéndose las correspondientes de las tres células, constituyen un conjunto en forma de tone-

lete, que está rodeado enteramente por el epidermis de los territorios circundantes, generador de la cutícula quitinosa periocular, que es semejante en toda la cabeza de la oruga. Exteriormente se une a la porción periférica de la maza y por su borde profundo a la interna o mango de la misma.

Por dentro, estas porciones están excavadas, continuando la oquedad de la porción externa. Esta cavidad, destinada a contener en su porción periférica el cristalino, se ensancha más profundamente para albergar las células reticulares, según se ve claramente en la figura 1.

El grueso núcleo de estas células (fig. 1, *n*) aparece teñido por la hematoxilina con mediana intensidad; pero se destaca perfectamente en el interior del cuerpo celular, que se conserva bastante claro, un poco grisáceo.

Como las células a que pertenecen, esos núcleos adoptan la forma de gruesas láminas excavadas en forma de duelas. Su borde externo es grueso y redondeado, y poco a poco va disminuyendo en espesor, de manera que interiormente termina en un borde relativamente delgado.

En cortes transversales, es decir, perpendiculares al eje del ojo, se completa fácilmente la determinación de la forma, caracteres y relaciones recíprocas de estas células gigantescas.

Vense claramente en ellos (figs. 3, 4 y 5, *a*, *b*, *d*) los cuerpos celulares unidos unos a otros por sus bordes, como otras tantas porciones de un cilindro hueco de paredes muy gruesas. Frecuentemente las líneas de soldadura de unas células con otras son poco perceptibles, aunque casi siempre apreciables y muchas veces claramente visibles.

Los núcleos muestran conformación semejante a la de las células; sus bordes son redondeados y sus superficies interna y externa casi concéntricas, como las de aquéllas. Pero si las secciones son oblícuas, se pone claramente de manifiesto la diferencia de espesor del núcleo, notándose tanto más el adelgazamiento del polo profundo cuanto mayor sea la oblicuidad del plano de sección (fig. 4, *o* y fig. 5, *m*, *o*), hasta alcanzar un máximo, que corresponde a las secciones longitudinales o sean las paralelas al eje del ojo (fig. 1).

La *porción profunda* o mango de la maza de las células de revestimiento (fig. 1, *f*), continúa la forma laminar de duela, pero va adelgazándose a medida que camina hacia las regiones más profundas del ojo,

continuándose con la túnica envolvente del nervio óptico, como más adelante veremos, de manera que resulta empresa difícil determinar el punto donde las células terminan.

Esta porción está toda ella situada por dentro del epidermis e interiormente continúa formando la pared de la cavidad en que se encierra la retínula. Dicha cavidad va estrechándose a medida que se acerca al punto en que el pedículo ocular se une a sus congéneres, donde principia el nervio óptico (fig. 6, *V*).

Estas gruesas células aparecen en nuestras preparaciones mucho menos pigmentadas que las que forman la retínula, y su pigmento es, en general, pardo o más o menos obscuro, a diferencia del de éstas, que es enteramente negro. Hállanse, sin embargo, en ellas algunos granos tan negros como los de las células retinulares, esparcidos en el cuerpo celular. Mas, en todo caso, la pigmentación va debilitándose hacia el interior de tal manera que, en las regiones profundas, las células del *cuerpo envolvente* y las retinulares ofrecen aspecto bastante semejante.

Cada una de las células de la *formación perióptica* o cuerpo de revestimiento produce por secreción, como es bien sabido, uno de los tres segmentos constitutivos de la córnea, los cuales están íntimamente aplicados a ellas. Las líneas o planos de unión se corresponden exactamente en unas y otras, y la depresión central, como los surcos radiantes correspondientes a dichas líneas, de que hicimos mención al ocuparnos de la córnea, se reproducen en la cara superficial del *cuerpo envolvente* (fig. 1), como si aquéllos no fuesen otra cosa que las huellas exteriores de éstos.

Conservan, por tanto, esas células colosales, como acertadamente hace notar Pankrath, el carácter de celulas hipodérmicas quitinógenas (epidérmicas), de igual manera que las del epidermis circundante, aun cuando se hallan muy modificadas por el excesivo tamaño adquirido y por su adaptación para constituir la formación perióptica o cuerpo envolvente.

Pero su función no debe quedar reducida, como parece suponer el ilustre discípulo del profesor Grenacher, a la secreción de la lámina quitinosa que forma la córnea. La circunstancia de hallarse una gran parte de su cuerpo interpuesta entre la córnea y el cristalino, parece inducir a creer que, cuando menos esa porción (fig. 1, *b*), debe

desempeñar algún papel como medio refringente del ojo. Cierto que en otras especies la porción interpuesta parece ser menos considerable que en el *Pieris*; pero no lo es menos que siempre, o, cuando menos en gran número de casos, existe, con proporciones variables, y entonces habrá de producir, necesariamente, sus efectos. Mas como nuestro objeto se reduce ahora a dar una breve reseña de la morfología de estos ojos sencillos, no hemos de entrar en otra clase de consideraciones.

3. **Cristalino.**

En la excavación cupuliforme que hemos señalado en la porción periférica de las tres gruesas células que acabamos de describir como formadoras del *cuerpo envolvente,* y, por consiguiente, en la región externa de la cavidad constituída por esta formación, hállase contenido el *cristalino,* cuerpo diáfano que debe ser atravesado por la luz antes de que ésta llegue a herir los elementos fotosensibles del ojo.

En secciones longitudinales (en nuestras preparaciones que no han sido privadas del pigmento), muéstrase el cristalino (fig. 1, *e*, *e'*) como una masa globosa, esférica o casi esférica, blanquecina, poco o nada teñida por la substancia colorante empleada (hematoxilina, hemateina, eosina, nitrato de plata).

Dicho cuerpo no llega a ponerse en contacto, por el lado externo, con la pared de la bóveda formada por las células de cuerpo envolvente. Entre ésta y aquél se interpone un casquete, a manera de menisco convergente (fig. 1, *c*), que en las secciones longitudinales tiene la forma de un creciente de luna de pocos días. Ese menisco aparece en nuestras preparaciones constantemente de color más obscuro que los elementos entre los cuales se halla colocado.

Pankrath considera esa especie de casquete como una hendidura vacía producida por el desplazamiento del cristalino de su sitio normal, provocado por la navaja al ejecutar los cortes. Mas, según nuestras observaciones, ese menisco no es una disposición accidental provocada por el desplazamiento de aquel cuerpo, sino una formación permanente debida a la presencia de una substancia refringente que rellena el espacio comprendido entre el cristalino y el cuepo envolvente. Esa substancia refringente está constituída por tres pequeñas

células comprimidas entre aquellos elementos, correspondientes, sin duda alguna, a las «tres pequeñas células transparentes provistas de pepueño núcleo», observadas por ese sabio en las preparaciones depigmentadas de *Gastropacha rubi*, situadas entre los segmentos del cristalino, a las que considera, con justo motivo, a mi entender, como generadoras por secreción de cada uno de los segmentos de éste.

En nuestras preparaciones de orugas de *Pieris* y *Sericaria*, acaso por no haber sido desprovistas del pigmento, que es casi siempre escaso o nulo en esta región, no se distingue nada que pueda inducir a pensar en la existencia de dichas células. No se advierte núcleo ni contorno celular. El casquete o menisco de referencia se muestra como formado por una substancia homogénea, sin estructura aparente.

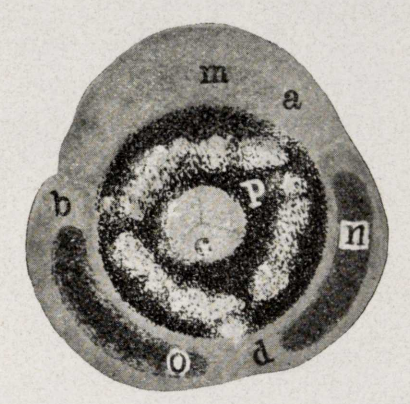


Fig. 3.—Corte transversal de un ojo de oruga de *Pieris brassicæ* pasando por el cristalino; *a, b, d,* las tres células de cuerpo envolvente; *m, o, n,* núcleos respectivos de los mismos; *c,* cristalino formado de tres segmentos; *p,* formación retinular.

Por otra parte, esa disposición se observa con los mismos caracteres en todos los cortes longitudinales de los ojos de orugas *Pieris*, *Sericaria* y otros lepidópteros, y se conserva, como luego veremos, con análogos caracteres y relaciones, en el largo camino que los principales elementos del ojo sencillo recorren en su emigración hacia los centros nerviosos, durante la metamorfosis que transforma las orugas en crisálidas. Y aún conserva aspecto y caracteres muy semejantes durante un largo período de la vida de éstas. Pero en estados avanzados del desarrollo ninfal, cuando se acentúan los fenómenos histolíticos o de disgregación de los elementos constitutivos de los ojos larvales, se destacan con entera claridad las tres células, con sus membranas y núcleos perfectamente perceptibles, aun cuando presentan signos ciertos de su caducidad.

Visto el cristalino en cortes perpendiculares al eje del ojo (fig. 3, *c*), nótase, no siempre con claridad, que, a semejanza de la córnea, está constituído por tres porciones de forma de sectores circulares, separados por otras tantas líneas que parten del centro y radian formando

entre sí, como las de la córnea, ángulos de unos 120° al dirigirse a la periferia.

Esas líneas, análogamente a lo que dijimos de las de la córnea, se presentan unas veces más claras, otras más obscuras que las masas cristalinas, y aún ocurre con suma frecuencia, que no se dejen reconocer sino con mucha dificultad y recurriendo a artificios de iluminación del campo del microscopio. A veces nos ha sido de todo punto imposible reconocerlas.

En secciones longitudinales se observan también algunas veces esas líneas o superficies de separación de los cuerpos o segmentos formados del cristalino; pero su situación y caracteres varían mucho, naturalmente, según la dirección del plano de la sección. En el corte representado en la figura 1, aparece, entre *e* y *e'*, una de ellas en tono más claro que el resto de la formación.

En nuestras preparaciones, como en las de Pankrath, que no fueron depigmentadas, la parte interna o profunda del cristalino está ordinariamente oculta por el pigmento que existe en extraordinaria abundancia en las regiones periféricas de la retínula. Algunas veces, sin embargo, en ciertos cortes en que el pigmento es relativamente escaso a este nivel, hemos logrado descubrir todo el contorno de dicho cuerpo, el cual ofrece forma globosa, casi perfectamente esférica, como el observado por Pankrath en la *Gastropacha rubi*.

Mas esta forma, aunque parece ser frecuente en los lepidópteros, no es única. Así, la observada por Hesse en *Arctia caja* es aplastada de dentro a fuera, deprimida, con la superficie profunda fuertemente convexa y la externa casi plana o ligeramente cóncava.

Las relaciones del cristalino con la córnea y con las células gigantes del cuerpo de revestimiento también parecen ser bastante variables.

A juzgar por los datos consignados por Hesse respecto de la *Euprepia (Arctia) caja*, toda la superficie externa del cristalino, o cuando menos una gran parte de ella, está aplicada a la superficie interna de la lente corneal, sin que entre una y otra se interponga espacio ni substancia alguna. Mas, según Pankrath, el cristalino nunca confina directamente con la córnea, sino que está separado de ella por substancia intercalar de las células de la formación perióptica (Umhüllungskörper); pero el espacio que media entre ellos, aunque, al parecer, bastante pequeño siempre, era muy variable, considerando el autor

esa variabilidad como una consecuencia probable de la diferente influencia del alcohol empleado para la induración del material.

En el *Pieris brassicæ*, como hemos indicado y se ve claramente en la figura 1, se interpone siempre entre la córnea y el cristalino una porción muy considerable del cuerpo envolvente, casi de tanto espesor como el cristalino mismo, y aun, a veces, acaso más. Por consiguiente, esta masa debe influir no poco en la penetración de la luz hasta la retínula y, consecutivamente, en los fenómenos de la visión.

Y se interpone además, tanto en el *Pieris* como en la *Sericaria*, *Lasiocampa* y probablemente en otras especies, el menisco formado por las células generadoras del cuerpo cristalino. Parecía lógico pensar que esta última formación, que necesariamente habrá de existir constantemente, adoptase por todas partes situación y relaciones semejantes. Mas acaso en ciertas especies, tal vez en muchas, esté desplazada hacia las regiones laterales, puesto que los autores antes citados no la observaron en las especies objeto de sus investigaciones.

En las preparaciones teñidas con diversas fórmulas de hematoxilina, tanto en material fijado en formol como en el que lo ha sido directamente en alcohol, los segmentos constitutivos del cristalino aparecen formados de una masa uniforme, finamente granulosa, de color blanquecino o muy ligeramente azulado, sin estructura aparente. En su interior no se descubre, como hace notar Pankrath en las especies que estudia, ni núcleo ni otro cuerpo semejante, lo que demuestra que tales cuerpos no son células, sino productos de secreción de éstas, comparables a los elaborados por las células de Semper en los ojos compuestos de los insectos perfectos.

Las homólogas de éstas, es decir, las generadoras de las masas cristalinas son, sin duda alguna, segregadas, como hemos indicado antes y lo había hecho Pankrath, por las pequeñas células constitutivas del casquete o menisco interpuesto entre el cristalino y las grandes células del cuerpo envolvente.

En las orugas de *Pieris*, como en las de *Sericaria*, hemos hallado siempre los tres segmentos del cristalino perfectamente unidos entre sí, constituyendo un globo único en el que con frecuencia es difícil distinguir las superficies de contacto por donde se unen. Jamás hemos visto, en los estados larvales, a dichos segmentos separados los unos de los otros de manera que cada cual aparezca relativamente indepen-

diente de los demás, bajo forma de una masa redondeada, como observó Prankrath en la *Gastropacha rubi*.

Mas al final del desarrollo ninfal, cuando se acerca el nacimiento del insecto perfecto, cuando el proceso degenerativo de los elementos constitutivos de los ojos de las orugas está ya bastante adelantado, el cemento que unía las masas cristalinas se reblandece, las tres porciones se separan, adoptando formas globosas, como diremos más adelante. Pero durante una gran parte de la vida de las crisálidas el cristalino se conserva con la misma forma, aspecto y caracteres que en las orugas, así como el menisco tantas veces mencionado. Este, sin embargo, desaparece antes de la separación de los segmentos del cristalino.

4. **Retínula.**

La porción de la gran cavidad formada en el interior del cuerpo envolvente no ocupada por el cristalino contiene los elementos de la retínula (fig. 1, *p*, *p'*, *g*, *h*).

Hállase ésta constituída por un complejo celular, en el cual, aunque con alguna dificultad por la abundancia de pigmento, se pueden reconocer los dos grupos fundamentales de células descritas por Landois, Pankrath, Hesse, Berlese y demás autores que de este asunto se han ocupado.

Esos dos grupos de células han sido designados, en atención a su situación, con los calificativos de *externo* e *interno*, respectivamente.

El *grupo externo* envuelve completamente al interno y está formado por tres gruesas células.

A semejanza de las del cuerpo envolvente o formación perióptica, éstas se tocan por su parte superficial en una extensión relativamente amplia y se separan luego, adoptando, como aquéllas, forma laminar excavada, a manera de duelas, y adelgazándose a medida que caminan hacia las regiones profundas. Origínase, por su agrupación, una cavidad prismática irregularmente triangular, en la que se alojan las células del grupo interno.

Por su extremidad periférica el grupo externo presenta una superficie más o menos cóncava, según las especies, en la que se apoya el cristalino. Lateralmente esas células retinulares se ponen en contacto

íntimo con la superficie interna de las células gigantes del cuerpo de revestimiento, que las cubren por completo, rodeándolas como un estuche y caminando con ellas hasta el origen del nervio óptico.

En las regiones superficiales, alrededor del eje del ojo y en la proximidad del cristalino, estas células están tan extraordinariamente cargadas de pigmento que en preparaciones no privadas de él es casi enteramente imposible reconocer ni los contornos celulares ni detalle alguno de estructura, a no ser en cortes muy delgados, y aun en éstos la empresa resulta con frecuencia difícil.

En cambio, en el resto del cuerpo celular el pigmento es más escaso y se acumula de preferencia en la periferia, junto a las membranas celulares, donde forma como una especie de forro o banda reveladora del contorno celular, el cual, a no ser por esta circunstancia, apenas podría reconocerse (véase la figura 1).

Fuera de estas regiones, y, sobre todo, en las más profundas y en las centrales de su propio cuerpo, sólo existen algunos escasos granos pigmentarios irregularmente diseminados.

En los alrededores del cristalino obsérvase casi constantemente un acúmulo muy denso de pigmento en forma de cono, cuya base, que es externa, está excavada y recibe la parte profunda de aquel cuerpo.

En cortes longitudinales se ve la sección de ese cono (fig. 1, *p*) bajo la forma de una estrella de tres puntas, una de las cuales, la profunda, parece insinuarse entre las células retinulares para ir a unirse a la masa pigmentaria, muy compacta también, de la región profunda (fig. 1, *p'*). Esas dos masas más compactas de pigmento están separadas una de otra por un estrecho espacio cónico, en que aquél es más escaso, aun cuando no deja de ser abundante. En la figura 1 se ve ese espacio claro, semejante a un embudo, separando las dos grandes condensaciones pigmentarias *p* y *p'*.

En los cortes transversales descúbrense algunos pormenores interesantes de esta disposición. Nótase a veces, en efecto, en secciones que pasan por el vértice del aludido cono o algo más superficialmente (figura 4), una pequeñísima porción circular bastante clara, correspondiente al eje, en que el pigmento es relativamente escaso. Por fuera de este circulito claro hay un pequeño anillo completamente negro por la abundancia de granos de pigmento, que corresponde, como es fácil comprender, al vértice del cono pigmentario o punta profunda de la

estrella antes mencionada. Rodeando a ese se observa otro anillo claro, menos rico en pigmento, que corresponde al embudo o espacio claro de que antes se hizo mención. Finalmente, rodeando a éste se halla el resto de la superficie de sección de la retínula, la cual aparece extremadamente pigmentada, excepto en algunos territorios correspondientes a las regiones centrales de las células retinulares.

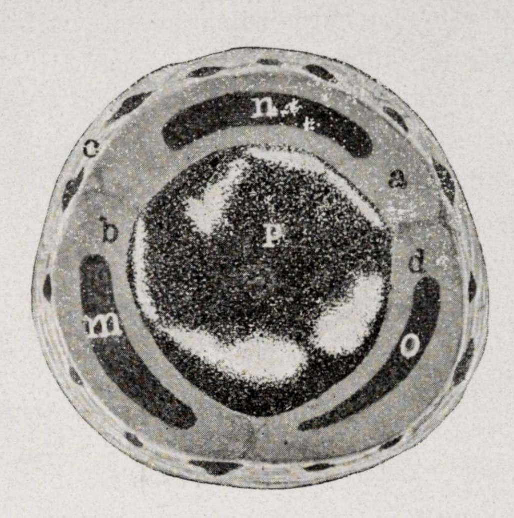


Fig. 4.—Corte transversal de un ojo de oruga de *Pieris brassicæ* L., pasando por dentro del cristalino.

Una comparación, aunque sea superficial, de las figuras 1 y 4 permite darse cuenta fácilmente de la significación de esos detalles y de su situación recíproca.

La mayor parte de los detalles correspondientes a las secciones transversales fueron observados también por Pankrath en preparaciones no depigmentadas de *Gastropacha rubi*, aun cuando no parecen corresponder exactamente a los descritos por nosotros. Mas la falta de coincidencia puede depender simplemente de que las secciones estudiadas no pasen por los mismos planos o también quizá de diferencias específicas entre uno y otro insectos.

Si las secciones transversales alcanzan al grupo retinular profundo (figura 5) desaparecen las zonas centrales claras, pobres en pigmento, dejándose ver, en cambio, a veces con relativa claridad, los límites entre los grupos retinulares externo e interno.

Pankrath y Hesse observaron, en la región periférica de las células retinulares del grupo superficial, en la porción subyacente al cristalino, un grupo de figuras claviformes o bacilares de gran poder refringente, colocadas en distintos planos aproximadamente concéntricos con la superficie interna de aquel cuerpo. Esas figuras se hallan dispuestas, a manera de pliegues radiantes, alrededor del eje del ojo.

Esta formación, que había sido observada ya muchos años antes por Landois, por más que interpretase de muy distinta manera su si-

tuación y significación, ha sido designada con el nombre de *corona de bastoncitos* por aquellos autores, quienes parecen atribuir a sus elementos el papel de órganos fotosensibles, análogos, si no homólogos, a los rabdomas de los ojos compuestos de los artrópodos.

El número de bastoncitos de la corona, su agrupación, formas y relaciones, parecen ser bastante variables, no sólo en las diferentes especies, sino en una misma, y aun en los distintos ojos de un mismo individuo.

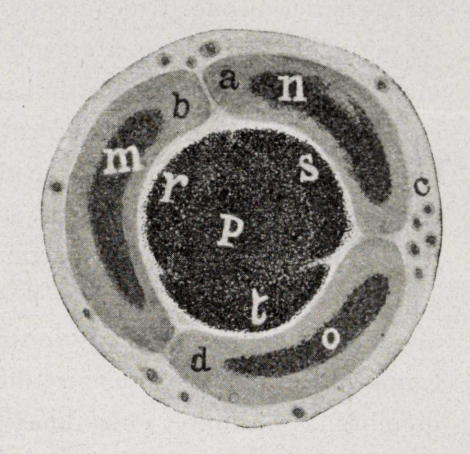


Fig. 5.—Corte transversal de un ojo de oruga de *Pieris brassicæ* L., alcanzando las dos formaciones retinulares.

En nuestras preparaciones, acaso por no haber sido depigmentadas, no hemos logrado distinguir, ni aun en los cortes finos, nada que pudiera estimarse como representación genuina de esa curiosa disposición. Por este motivo nos limitamos a reproducir algunos de los datos consignados por los autores aludidos, absteniéndonos de emitir, al menos por ahora, juicio alguno personal sobre su significación morfológica, como sobre el papel probable que desempeñen en la función visual.

El *grupo interno* de células retinulares se distingue frecuentemente con alguna claridad, aun en las preparaciones no depigmentadas, en los cortes transversales de los ojos de las orugas de *Pieris*. Su sección ofrece de ordinario en esos cortes forma irregularmente triangular (fig. 5, *p*), con los ángulos más o menos redondeados. Aparece envuelto por completo, o casi por completo, por las tres células formadoras del grupo externo (fig. 5, *r*, *s*, *t*).

A pesar de la extraordinaria abundancia de pigmento que rellena las porciones periféricas de sus células, especialmente en las proximidades del eje del ojo, puede apreciarse a veces, aunque de manera algo vaga, el límite entre ambos grupos celulares. En ocasiones llega a reconocerse, sobre todo si los cortes son un poco profundos, la presencia de las cuatro células constitutivas de este grupo, más bien por la distribución del pigmento, menos abundante hacia las regiones cen-

trales de los cuerpos celulares que por los contornos de éstos, los cuales apenas pueden distinguirse.

En las secciones longitudinales disciérnense también, y generalmente con más facilidad que en los transversales, los grupos externo e interno de células retinulares; pero en éstos, como en aquéllos, resulta empresa difícil distinguir unos de otros los cuerpos de las células formadoras del último. Unicamente la diversa distribución de los granos de pigmento, que frecuentemente aparecen agrupados en capa más o menos tenue en la periferia de las células, parece revelar en estas secciones la posición de los contornos o membranas celulares. Pero profundamente, en la región en que el pigmento es muy escaso o falta por completo, apenas hay manera de reconocer los contornos celulares, o sólo se consigue mediante artificios de iluminación, y aun esto con alguna dificultad. En la figura 1, que reproduce con bastante fidelidad los detalles de un corte longitudinal de un ojo de oruga, se ve en *h* el grupo interno de las células retinulares, en el que no es fácil distinguir membranas ni límites entre unas y otras células.

Pankrath en la *Gastropacha rubi*, y Hesse en la *Euprepia caja*, observaron en la región periférica de las células del grupo retinular interno, en un paraje situado cerca del eje del ojo, una formación en cierto modo análoga a la *corona de bastoncitos* descrita en la porción del grupo externo suprayacente a aquéllas.

Estos bastoncitos o pliegues presentan también, según los indicados autores, distribución, forma y caracteres muy distintos, sin duda por razón de la diferencia de las especies estudiadas por uno y otro. Aun en una misma especie, parecen ofrecer también, como los externos, bastante diversidad.

En nuestras preparaciones tampoco hemos podido apreciar la existencia de semejante disposición, indudablemente a causa de no haber hecho la depigmentación previa del material utilizado.

Landois, que observó la presencia de esos bastoncitos o pliegues, aun cuando incurriera en error, bien disculpable por cierto, respecto de su situación, los creyó de naturaleza muscular y les atribuyó la función de un verdadero iris capaz de influir por su contracción sobre la forma del cristalino y modificar así sus condiciones como medio refringente.

Mas Pankrath y Hesse han determinado su naturaleza y situación

precisa y les atribuyen un papel muy diferente, considerándolos como la parte receptora de las células retinulares.

Sin rechazar esta manera de ver de los dos ilustres autores, nos parece que no debe considerarse esa formación como homóloga de los rabdomas de las retínulas en los ojos compuestos de los insectos perfectos.

La circunstancia de ser en esa región mucho más abundantes que en cualquiera otra los gránulos pigmentarios, hasta el punto de que parece imposible que a su través pueda pasar la luz, nos inclina a pensar que el acto visual se realice mediante la cooperación de cierta acción fotoquímica en la que los granos de pigmento, orientados de cierto modo, gracias a aquella disposición de las células retinulares, tomen una parte importante. Mas esta hipótesis exige más profundo estudio.

Aparte de los granos pigmentarios, que por su color negro intenso forman notable contraste con el resto del contenido celular, éste ofrece, en los corpúsculos retinulares, un aspecto enteramente uniforme y homogéneo, no pudiéndose distinguir, en la generalidad de los casos, ni núcleo ni ningún elemento forme. El protoplasma debe ser, durante la vida, completamente hialino y transparente. Aun en nuestras preparaciones, después de haber sufrido la acción de diversos reactivos (fijadores, colorantes, etc.), aparece en los cortes bien iluminados con una uniformidad y blancura semejantes a las del papel (figuras 1, 3 y 4).

No podríamos, por consiguiente, afirmar nosotros, sino con la debida reserva, que el núcleo ocupe en las células retinulares del *Pieris* la misma posición que la observada por Pankrath y Hesse en las especies de lepidópteros que ellos estudiaron. Mas teniendo en cuenta ciertas diferencias de refrangibilidad que a veces se observan, y por algunos otros indicios hallados en nuestras preparaciones, nos inclinamos a pensar que en la especie a que ahora nos referimos principalmente, los núcleos de dichas células ocupan posición análoga a la descrita por aquellos autores.

5. **Nervio óptico.**

Como se ha podido ver por la breve reseña que precede, los elementos constitutivos de cada uno de los ojos sencillos que acabamos

de mencionar se agrupan en una masa fusiforme, o más exactamente claviforme, con la maza en la parte externa y por dentro el mango, que va adelgazándose a medida que camina hacia el interior.

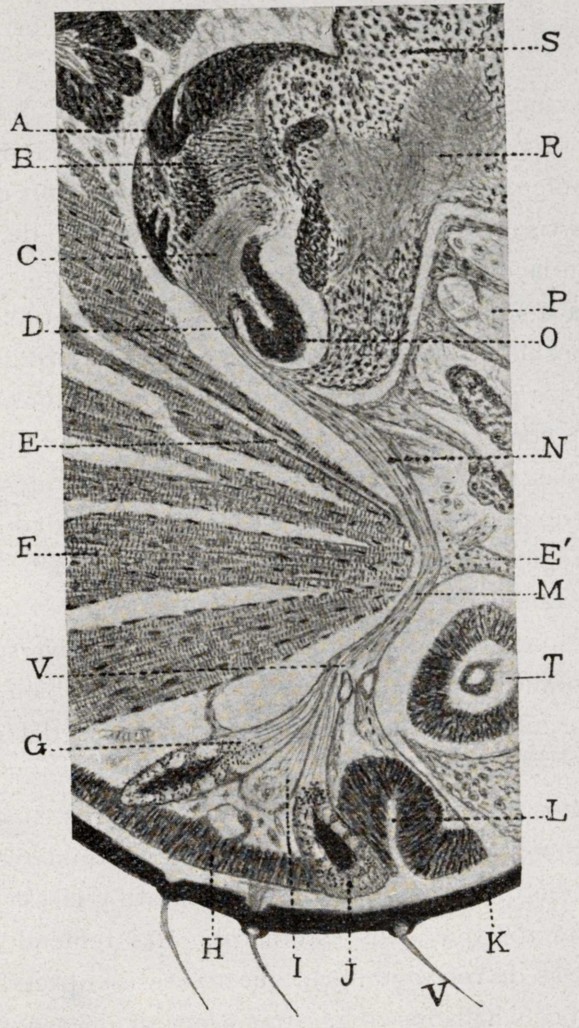


Fig. 6.—Corte frontal de la cabeza de una oruga de *P. brassicæ* en pleno período de actividad, pasando por el nervio óptico. (Prisma de dib. de Leitz, obj. 5, long. del tubo 170 mm., reduc. a 2/3). *A, B, C, O, R, S,* formaciones distintas del ganglio supraesofágico; *D, M, N, V,* porciones diferentes del nervio óptico; *E, E',* tendones de los músculos adductores de la mandíbula; *F,* masas musculares; *G, H, I, J,* secciones de varios ojos sencillos de la oruga (ninguna alcanzó la córnea y porciones periféricas del ojo); *K,* cutícula quitinosa de la cabeza de la oruga; *L,* pliegue inferior perimandibular; *T,* glándula; *V',* pelos cuticulares.

Esas formaciones oculares individuales o sencillas, especies de mazas, se asemejan bastante, en los cortes longitudinales, a los pétalos de

ciertas flores, y se dirigen todas hacia un punto común, donde se reunen, insertándose, como aquéllos en su receptáculo, sobre el extremo de un cordón que hace las veces de tallo.

A partir del punto de convergencia (fig. 6, *V*) los elementos constitutivos de cada ojo sencillo no forman cordones independientes, al menos en su aspecto exterior, que constituyeran otros tantos nervios ópticos especiales, sino que, como observó también Pankrath en la *Gastropacha rubi*, se reunen todos en un poderoso haz, formando así un nervio único (fig. 6, *V*, *M*, *N*, *D*).

Este, en su largo curso hacia los centros cerebrales, dirígese primero casi horizontalmente hacia adentro (fig. 6, *M*), pasa entre los tendones de los músculos adductores de la mandíbula (fig. 6, *E*, *E'*, *F*), encórvase luego hacia arriba, siguiendo un camino algo oblicuo adentro y arriba (fig. 6, *N*), y se pierde, por fin, en la región media de la superficie lateral o externa de la gran masa nerviosa supraesofágica protocerebral (fig. 6, *D*).

Las células formadoras de los *cuerpos envolventes* (Umhüllungskörper) de los diferentes ojos sencillos parecen terminar al nivel del receptáculo o punto de reunión de dichos ojos en el principio del nervio óptico; mas acaso se continúen hacia el interior para formar, con otros elementos conectivos, especies de vainas o estuches portadores de las expansiones profundas de las células retinulares. En cuanto al nervio óptico mismo, está rodeado de una envoltura fibrosa, en la que se reconoce sin dificultad la presencia de varios núcleos (fig. 6).

Algunos autores (Landois, Johansen) mencionan, en el punto del nervio óptico en que concurren los cabos profundos de los ojos sencillos, un ganglio nervioso, que designaron con el nombre de *ganglio óptico*.

Nuestras observaciones, conformes en éste como en otros muchos puntos con las de Pankrath, nos permiten afirmar que ni en las orugas de *Pieris* ni en las de *Sericaria* y *Lasiocampa* existe semejante ganglio, como no existe tampoco, según las observaciones del ilustrado discípulo de Grenacher, en la *Gastropacha rubi* ni en ninguna de las demás especies por él estudiadas. Las fibras procedentes de las células retinulares, verdaderas fibras ópticas o fibras visuales, tienen sus células centrales de conexión en el ganglio cerebroide.

IV

Los ojos de las orugas durante el período preparatorio para la crisalidación.

La determinación de la parte que toman los ojos de las formas larvales en la constitución de los ojos compuestos de los insectos perfectos correspondientes es una cuestión tan interesante como difícil de resolver.

No será necesario advertir que al plantear esta cuestión nos referimos sólo a los insectos holometabólicos o de metamorfosis completas, porque en los que las tienen sencillas es bien notorio que las variaciones que experimentan los órganos visuales durante el desarrollo se reducen en general, aunque no de modo absoluto, al crecimiento y extensión de los que las larvas poseían desde su nacimiento.

Se ha dicho ya que uno de los factores que más dificultan la solución de aquel problema es la gran diferencia que ofrecen entre sí los distintos grupos de insectos, tanto en lo que se refiere a la estructura de los centros nerviosos afectos a esos órganos como en lo relativo a su desenvolvimiento.

Y no se crea que esas diferencias sólo existen entre insectos de grupos distantes en la clasificación natural. No, por cierto; dentro de los mismos grupos y hasta entre especies relativamente afines nótanse con frecuencia diferencias tan considerables que, como antes hemos indicado, es preciso proceder con cautela para no exponerse a incurrir en error cuando se trata de establecer cualquier conclusión de carácter general. Aun en los mismos individuos los cambios que experimentan esos aparatos durante las metamorfosis son tan considerables, que casi no son susceptibles de comparación.

Es fácil demostrar, en efecto, que entre los centros ópticos de una larva de lepidóptero y el insecto perfecto correspondiente existen tales diferencias, que la tarea de determinar la correspondencia homológica y las relaciones mutuas entre unos y otros ha constituído siempre empresa extraordinariamente difícil, y aun nos atrevemos a afirmar que los resultados de semejante comparación han sido siempre incompletos y muy deficientes.

Y no es extraño que así sucediera, porque hay en los individuos adultos formaciones enteras, masas ganglionares que alcanzan gran desarrollo, que no existían o eran sólo rudimentarias en las orugas. Y,

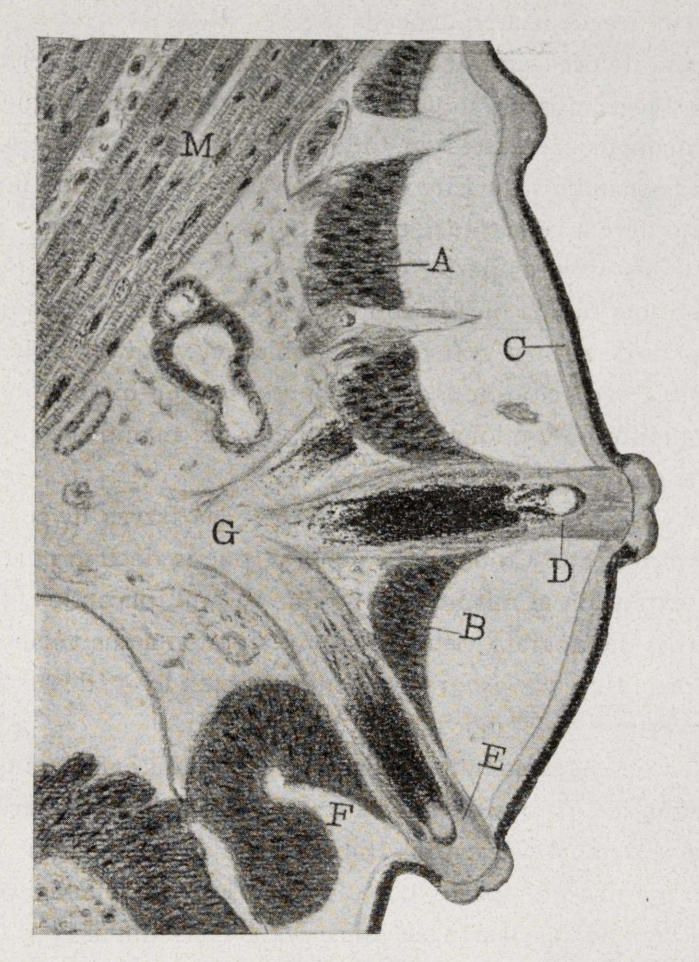


Fig. 7.—Corte de la región ocular de una oruga de *P. brassicæ* en el primer día de la crisalidación. (Prisma de dib. Leitz, obj. 4, long. del tubo 160 mm., reducido 1/5). *A, B,* hipodermis retrayéndose; *C,* cutícula; *D, E,* dos ojos de la oruga; *F,* surco perimandibular; *G,* principio del nervio óptico; *M,* masas musculares.

por el contrario, debía haber en éstas centros nerviosos adscritos a funciones que no existen en aquéllos, y que, por consiguiente, debieron desaparecer durante las metamorfosis.

Mas como se admitía que en los centros nerviosos de las larvas estaban ya contenidos todos los órganos de los insectos perfectos, que no había histolisis ni histogénesis, y que, por tanto, nada en dichos centros se destruía ni se formaba de nuevo durante las metamorfosis,

la interpretación de las variaciones de forma, estructura y función sufridas por aquellos órganos era, como no podía menos de suceder, empresa extraordinariamente difícil y resultaba siempre confusa, deficiente y con frecuencia equivocada.

Esa falta de precisión observada cuando se trata de interpretar los fenómenos acaecidos durante las metamorfosis, que seguramente existirá con análogos caracteres en todos los órganos y aparatos que sufren grandes cambios durante el proceso evolutivo, es muy notable en lo que se refiere a la sustitución de los ojos de las larvas por los compuestos de los insectos perfectos.

Bastará una rápida ojeada sobre los trabajos ya citados de Patten y Phillips, de Viallanes y Zavrel, de Johansen y Zawarzin [1], etc., que estudiaron la evolución de los ojos compuestos en himenópteros, dípteros, lepidópteros y odonatos, para poner de manifiesto lo que acabamos de expresar.

En los insectos homomorfos los ojos de las larvas llegan a ser los del insecto perfecto. Como regla general, puede decirse que, aumentando en extensión al mismo tiempo que se multiplican los elementos constitutivos del aparato visual y se yuxtaponen a sus vecinos, el ojo larvario primitivo va progresivamente creciendo y desarrollándose hasta convertirse en el ojo definitivo del adulto.

Pero en los insectos heteromorfos existen diferencias muy importantes, según los grupos de que se trate. En los himenópteros y dípteros parece demostrado en los trabajos de Patten, Phillips, Viallanes y Zavrel, que una gran parte, cuando menos, de los elementos formadores del ojo de las larvas se conserva en las ninfas y pasa a los adultos.

Nuestras investigaciones relativas a este asunto, llevadas a cabo sobre larvas y ninfas de abejas y otros insectos, confirman, en cuanto a sus rasgos generales, las observaciones de aquellos autores.

Mas respecto de los lepidópteros, los escasos trabajos publicados hasta ahora, de que nosotros tengamos noticia, expresan de muy diverso modo las relaciones existentes entre los elementos visuales de las orugas y los de las crisálidas e insectos adultos respectivos.

1 Zawarzin (A.): «Histologische Studien über Insekten. IV. Die optische Ganglien der Aeschna-Larven.» *Zeitschr. f. Wiss., Zool.*, Bd. 108, 1914.

Esa diversidad de criterio obedecerá sin duda, al menos en parte, a diferencias de organización de las especies estudiadas. Mas en algunos casos dependerá del diferente aspecto que los elementos presentan, según la técnica empleada para ponerlos de manifiesto, y a veces quizá también de la distinta interpretación dada a los fenómenos observados por cada autor.

Estima Pankrath [1] como un hecho característico chocante que el ojo de la larva no llegue a ser el de la ninfa o imago, sino que durante el proceso de crisalidación aquél se retrae hacia el interior y desaparece, dejando sitio a un nuevo órgano. Mas a continuación añade que si de ese hecho se quisiera sacar la conclusión de que los ojos de las larvas no tienen ninguna relación con los del insecto perfecto, se incurriría en error. A su entender, no es admisible que el aparato visual de la larva sea enteramente distinto del de la ninfa o imago. Pero los argumentos que aduce para fundamentar su opinión nos parecen de escaso o ningún valor positivo, tal vez porque poseemos datos e informes que él ignoraba.

Al tratar esa cuestión limítase a sintetizar las analogías existentes entre los ojos sencillos de las orugas y los compuestos de los insectos perfectos, indicando que unos y otros constan de los mismos elementos dispuestos de igual manera. En unos como en los otros—dice—existen la córnea, el cristalino y la retínula formada a su vez de siete células retinulares (bastoncitos retinianos o células de bastoncito). Pero nada dice respecto al origen de los elementos constitutivos de los ojos compuestos ni al mecanismo, en virtud del cual los ojos de las larvas vuelven, si es que él cree que vuelven, a ocupar el sitio que antes abandonaron.

Johansen [2], que ha seguido minuciosamente el desarrollo de los ojos compuestos de la *Vanessa urticæ,* admite que los elementos nerviosos periféricos de esos órganos, en las crisálidas e insectos perfectos, se forman a expensas de las células mismas del hipodermis correspondiente al ojo de las orugas. Y en cuanto a los haces o manojos de fibras nerviosas que establecen la comunicación entre los elementos periféricos y los centrales en los ojos compuestos de las ninfas (lo que

[1] Pankrath (O.): *Loc. cit.*

[2] Johansen (H.): Obras citadas.

nosotros hemos llamado *columnillas* [1] de la zona fenestrada en la retina intermediaria en vías de formación) derivan—según el autor—por



Fig. 8.—Corte frontal de la cabeza de una oruga de *P. brassicæ* en el primer día del período de suspensión. (Prisma de dib. Leitz, obj. 5, long. del tubo 180 mm., reduc. 1/5). *A*, cutícula quitinosa; *B*, hipodermis en vías de regresión; *C*, *D*, *E*, *F*, *G*, *I*, *J*, *K*, *L*, *O*, *P*, *Q*, territorios diferentes de la gran masa nerviosa supraesofágica; *H*, tendón de inserción de los músculos adductores de la mandíbula; *M*, *M'*, *M''*, masas musculares en vías de destrucción; *N*, *N'*, residuos de la destrucción de los músculos y grupos de fagocitos que actúan en ese proceso; *T*, grueso tronco traqueal.

ramificación sucesiva de los dos cordones o manojos primitivos, uno superior y otro inferior, ya existentes, aunque en estado rudimentario, en los ojos elementales de las orugas.

1 Sánchez y Sánchez (Domingo): «Datos para el conocimiento histogénico de los centros ópticos de los insectos. Evolución de algunos elementos retinianos del *Pieris brassicæ* L. *Trab. del Lab. de Invest. Biol. de la Univ. de Madrid,* tomo XIV, 1916.

«Sobre el desarrollo de los elementos nerviosos en la retina del *Pieris brassicæ* L.» *Ibidem,* tomos XVI (1918) y XVII (1919).

A juzgar por las descripciones y representaciones gráficas contenidas en los trabajos de este histólogo, los ojos sencillos de las orugas aparecen, durante el período de crisalidación, yuxtapuestos y agrupados los de cada lado, formando una masa única, verdadero conglomerado situado debajo de la cutícula, provisto de un epidermis (hipodermis) común, continuo. Los dos cordones oculares nerviosos primitivos hace un instante citados, limitan superior e inferiormente esa masa (fácil de reconocer por la abundancia de pigmento) y se extienden en las orugas próximas a transformarse en crisálidas, desde el hipodermis ocular hasta el que llama ganglio óptico; ganglio que este autor, como Landois, suponen situado en el punto de concurrencia de los ojos sencillos de la larva y, por tanto, en el origen del nervio óptico.

Admite, en consecuencia, Johansen, que los ojos compuestos de las crisálidas y, por consiguiente, los de los insectos perfectos, se forman exactamente en el mismo sitio que ocuparon los ojos diseminados de las orugas y a expensas del epidermis y cordones primitivos de estos, por multiplicación de unos elementos, ramificación de otros y modificaciones sucesivas de los mismos.

Nuestras observaciones, realizadas principalmente en *Pieris* y *Sericaria*, que acaso puedan hacerse extensivas en sus rasgos generales a una buena parte de los lepidópteros, difieren notablemente de las de Johansen en este punto concreto. En las especies estudiadas por nosotros, los elementos nerviosos constitutivos de los ojos de las orugas llegan a desaparecer completamente, como desaparecen también, aunque mucho antes que estos, los elementos epidérmicos y hasta el territorio mismo en que aquellos estuvieron implantados.

Por estos rasgos nuestras observaciones parecen más en armonía con las de Pankrath relativas a la *Gastropacha rubi*, aun cuando no pueda afirmarse de manera categórica la coincidencia de unas y otras.

Teniendo en cuenta la pericia de los dos investigadores últimamente citados, nos vemos inducidos a pensar que las diferencias existentes entre los datos consignados por uno y otro y la falta de concordancia en ciertos puntos con los hallados por nosotros obedezca, como antes hemos indicado, a la variación morfológica entre las especies estudiadas y no a deficiencias en la observación.

Así, pues, para evitar discusiones que probablemente no condu-

cirían a ningún resultado práctico, expondremos brevemente los principales hechos observados por nosotros en las especies de que preferentemente nos venimos ocupando, limitándonos a mencionar, cuando parezca oportuno, las analogías y diferencias que se observan en cada caso con respecto a los expuestos por aquellos autores.

En los orugas de *Pieris* y *Sericaria* próximas a la época de preparación para transformarse en crisálidas, pero cuando aun vagan libremente por entre las substancias que les sirven de alimento, extiéndese desde las masas nerviosas cerebrales (fig. 6, *A*, *B*, *C*, etc.), hasta la porción periférica de los ojos (fig. 6, *G*, *H*, *I*, *J*), el nervio óptico, largo y robusto cordón antes mencionado (fig. 6, *N*, *D*), sobre cuya situación, forma y caracteres no hemos de insistir ahora por haberlos indicado en la precedente reseña, siquiera fuese de manera breve y concisa.

En esta época de la vida de las orugas, el epidermis (hipodermis) de la zona visual, como el del resto de la cabeza, se halla íntimamente unido a la capa profunda de la cutícula quitinosa engendrada por él; y entre los ganglios cerebroides y la cubierta hipodérmica se interponen potentes masas musculares (fig. 6, *F*) principalmente destinadas a mover las mandíbulas.

Mas durante el período que los autores han convenido en llamar de *crisalidación* o *ninfosis*, es decir, aquel durante el cual las orugas abandonan su residencia habitual y se recluyen, suspendiéndose en lugar apropiado o encerrándose en un capullo en espera de la transformación en crisálidas, los tejidos y órganos, lejos de permanecer inertes, estacionarios, como podría creerse a juzgar por el reposo de aquel cuerpo inmóvil que parece dormido o muerto, sufren importantes modificaciones.

Como en los fenómenos de cristalización, que para desarrollarse convenientemente exigen espacio, tiempo y reposo, y al quebrarse el grosero recipiente queda de manifiesto la admirable estructura cristalina, en los de crisalidación, las masas constitutivas del hasta entonces mísero gusano experimentan, encerradas en la cutícula a modo de recipiente, bajo aquel aparente reposo y en período de tiempo determinado, grandes y misteriosas transformaciones. Y al romperse la envoltura exterior de la oruga, ahora convertida en harapo inútil, aparece como por mágico movimiento la crisálida, forma extraña, que

ni se parece a la oruga de donde procede, ni a la mariposa a que dará origen; pero que permite descubrir, sin embargo, como a través de misterioso velo, los órganos todos de ésta a manera de esquemático bosquejo y como encerrados en delicado estuche.

Pero no es nuestro propósito estudiar ahora todas las transformaciones que experimenta el organismo larval durante el período de crisalidación. Para nuestro objeto basta dar a conocer, aunque sea sólo a grandes rasgos, los más importantes cambios sufridos por los ojos de las orugas de las especies que estudiamos durante ese período, y luego los seguiremos durante la vida de las crisálidas hasta descubrir su destino final.

V

Emigración de los ojos de las orugas durante el proceso de crisalidación.

Dijimos hace un momento que hasta el final de la vida libre de las orugas, cuando todavía comen y se mueven sobre las substancias que les sirven de alimento, el hipodermis correspondiente a las áreas oculares está, como el de todos los demás territorios cefálicos, íntimamente unido a la cutícula quitinosa. Entonces los músculos y demás órganos se conservan íntegros, intactos.

Así continuan también, al menos en apariencia, durante el período que podemos considerar como preparatorio para la crisalidación, período muy variable y diverso, según las especies; en el *Pieris* comprende desde el momento en que las orugas, llegadas a su completo desarrollo, abandonan el alimento, se encaminan a un lugar apropiado donde instalarse y se instalan en él suspendiéndose por las ligaduras de que se ha hecho mención; en la *Sericaria*, mientras elaboran el capullo de seda, y así en las demás especies, según su modo de evolución.

Mas a poco de haberse instalado las orugas en el lugar de reclusión, empiezan a notarse cambios importantes en todos los aparatos y sistemas, aun cuando su importancia y la marcha que siguen son distintas en cada una de ellas.

El hipodermis, presa de variaciones trascendentales, principia a desprenderse de la vieja cutícula y a retraerse hacia el interior (fig. 7).

Ese desprendimiento y retracción del hipodermis no se hace de una manera simultánea en toda el área ocular. El desprendimiento principia por las zonas interoculares; pero los ojos mismos continúan todavía durante algún tiempo adheridos a la cutícula. Las células del cuerpo envolvente siguen unidas a las córneas correspondientes; y como la retracción se acentúa en los territorios circundantes, los elementos del ojo se estiran y adelgazan visiblemente formando como a modo de pilares en que se apoyan los arcos formados por el epidermis, cuya desviación de la cutícula va siendo tanto mayor cuanto más distante se halla de la inserción de aquéllos (fig. 7).

Durante el primer tercio de la crisalidación, el desprendimiento y retracción del hipodermis en la zona ocular conserva los caracteres que acabamos de indicar, aunque más o menos acentuados, naturalmente, según sea la marcha del desarrollo individual y el momento de la observación.

Hacia el final de este tercio, las células de los cuerpos envolventes, afectadas por el proceso que origina el desprendimiento de sus congéneres (proceso histolítico), acaban por ceder a la tracción que ejercen los elementos vecinos y los propios del aparato visual al retraerse y se desprenden de las córneas produciéndose algunas veces, al parecer, rasgaduras y arrancamientos más o menos extensos. A eso será debida la presencia de porciones de aquellas células que suelen observarse a menudo adheridas a la cara profunda de las córneas en esta época del desarrollo. Más probablemente en la mayoría de los casos, el desprendimiento se realiza sin rotura de las células. Las cosas pasan como si se disolviera una especie de cemento que existiera entre la membrana celular y la cutícula quitinosa, aun cuando en realidad, lo que ocurre es que esta cutícula se desprende, como a modo de una cáscara, de la superficie celular que le dió origen.

Hay motivos para pensar que el desprendimiento no se hace en todos los ojos al mismo tiempo. A juzgar por los hechos observados en nuestras preparaciones, parece que se desprenden primero los situados hacia las regiones superiores de la cabeza, siguiendo luego los medios y, finalmente los inferiores; es decir, los colocados junto al pliegue o surco de inserción de las mandíbulas. Nos induce a pensar así el hecho de que es muy frecuente hallar bastante distante de la cutícula todo el epidermis de la región ocular, excepto el corres-

pondiente a los ojos inferiores que suelen mantenerse todavía, aunque muy estirados, unidos a las córneas respectivas.

El despredimiento de la cutícula quitinosa no ha sido un fenómeno independiente, sino que se ha realizado simultáneamente con otros de los que integran el complicado proceso de la metamorfosis. El mismo, que es uno de ellos, ha sido consecuencia de los cambios sufridos por el hipodermis al iniciarse la acción histolítica por virtud de la cual habrán de desaparecer las células generadoras de dicha cutícula para ser reemplazadas por las correspondientes de las ninfas e insectos perfectos.

Simultáneamente con la del epidermis se realiza la histolisis del tejido muscular y aun acaso la de este tejido se inicie antes que la de aquél o se desarrolle con más rapidez. Puede verse, en efecto, en preparaciones de orugas de *Pieris* que solo llevaban suspendidas algunas horas (fig. 8), cómo el hipodermis se mantiene todavía unido a la cutícula quitinosa mientras el tejido muscular muestra ya claramente los grandes progresos del proceso de disociación. Una buena parte de las masas musculares ha desaparecido, y las que aún subsisten aparecen como corroídas y fragmentadas, denunciando su pronta desaparición.

Fenómenos semejantes a los que originan la destrucción o disociación de los músculos tienen lugar también, casi al mismo tiempo, no solamente en el epidermis cefálico y epitelio bucal, sino también en todos los demás elementos, incluso los nerviosos, que han de ser sustituídos por otros nuevos, del mismo modo que los destinados a desaparecer definitivamente. Así sucede, en efecto, con ciertas glándulas, tales como las sericígenas, que no han de tener representación en las ninfas e insectos perfectos.

Vese, en efecto, por lo que de ellas se conserva en esta época (fig. 9, *K*), que adquirieron en los últimos tiempos de la vida activa de las orugas un desarrollo considerable; pero que durante la primera etapa del proceso de crisalidación han perdido su epitelio, mostrándose pálidas, desprovistas de parénquima, surcadas por finas trabéculas unidas a la cutícula o envoltura quitinosa propia, la cual se conserva todavía, pero se desprenderá luego con la cubierta general del cuerpo de la oruga en el momento de la muda.

La disociación y consiguiente desaparición de los músculos de la cabeza, dejando libre el espacio que ocupaban, contribuye a la forma-

ción de la vesícula cefálica y acaso favorezca la retracción de las masas oculares y la emigración de los ojos de las orugas.

Pero los elementos constitutivos de éstos no son asiento, por aho-



Fig. 9.—Corte frontal de la cabeza de una oruga de *P. brassicæ* en el segundo día del período de suspensión. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 5, long. del tubo 175 mm., reduc. 1/5). *A*, *B*, *E*, hipodermis de nueva formación; *B*, área visual primitiva del ojo compuesto de la crisálida; *C*, primer esbozo de la columnilla o cordón primitivo de la futura zona fenestrada; *D*, vesícula cefálica; *F*, *G*, *J*, *L*, residuos de los músculos, epitélios y demás órganos destruídos por los fenómenos de histolisis; *H*, pedículo cuticular de un ojo sencillo de la oruga, provisto de su córnea; *I*, cutícula quitinosa de la oruga; *K*, glándula en vías de destrucción; *a*, *c*, escotaduras o pliegues correspondientes a la sección del surco limitante del área visual; *d*, cutícula quitinosa que reviste las nuevas formaciones epiteliales.

ra, de fenómenos ostensibles de histolisis ni de acción fagocítica que los destruya, aun cuando en realidad han debido experimentar los primeros efectos de ese proceso, como lo demuestra el desprendimiento de la cutícula, que indudablemente obedece a fenómenos acaecidos en el seno del protoplasma celular.

Los territorios oculares siguen caminando hacia el interior como si fuesen absorbidos o atraídos hacia las masas nerviosas centrales, y durante el segundo tercio de la crisalidación los ojos ocupan el fondo y las regiones vecinas de una depresión en forma de embudo, cuyas paredes completa en la parte más ancha el hipodermis circundante. El tubo de esa especie de embudo se halla representado por el nervio óptico, que ha ido acortándose y ensanchándose progresivamente desde que se inició la retracción de la zona ocular (fig. 10).

Se ven todavía, en efecto, las grandes células del cuerpo envolvente con sus gruesos núcleos (fig. 10, *A*, *E*); pero fácilmente se reconoce que han sufrido un gran acortamiento, aparte de otras variaciones íntimas menos perceptibles. Ahora ya no envuelven por completo a la masa formada por las células retinulares. Estas se han adelantado en su marcha centrípeta, mientras aquéllas fueron retrasándose más y más hasta envolver solo los cristalinos y las porciones periféricas de las referidas masas. Su primitiva forma de husos elipsoidales excavados en forma de duelas de tonel va trasformándose sucesivamente hasta adquirir forma globosa uniforme. Además su protoplasma aparece turbio, como pastoso y el núcleo provisto de granulaciones mal definidas como si estuviese en vías de disgregación.

Los cristalinos, con sus meniscos correspondientes superpuestos (fig. 10, *B*, *E*), se mantienen íntegros, sin variación alguna aparente, albergados en la pequeña fosa o excavación apical del cuerpo retinular en que se apoyan.

Las masas retinulares tampoco han experimentado, en apariencia, modificaciones importantes. Pero la observación atenta permite apreciar la retracción y acortamiento de sus expansiones profundas alojadas en el nervio óptico, al mismo tiempo que se retrae y acorta éste. Los cuerpos celulares mismos se acortan también cada vez más y el pigmento parece que pierde su primitiva disposición mostrando tendencia a adoptar agrupación y distribución diferentes.

Sin embargo, las transformaciones de las células retinulares y las

variaciones experimentadas por el pigmento en el interior de éstas son, como las de los cristalinos, sumamente lentas. Cambian poco durante la nínfosis y se conservan claramente reconocibles, aunque ya muy modificados, hasta cerca del nacimiento de los insectos perfectos,

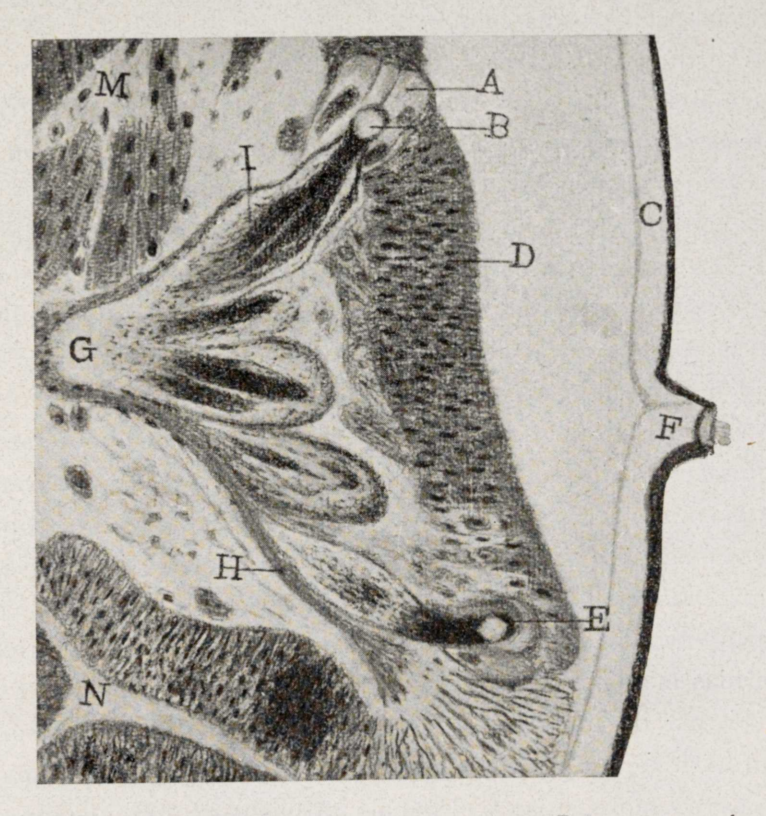


Fig. 10.—Corte de la región ocular de una oruga de *P. brassicæ* en el segundo día de la crisalidación. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 4, long. del tubo 160 mm., reduc. 1/5). *A*, *B*, *E*, ojos de la oruga. *C, F,* Cutícula. *D,* hipodermis desprendido de la cutícula. *G,* origen del nervio óptico. *H*, *I*, retínulas. *M*, masas musculares.

como más adelante veremos, si no es que perduran en las primeras fases de la vida de éstos.

En el último tercio del período de crisalidación el nervio óptico sigue acortándose a medida que avanza la retracción de los elementos que encierra, arrastrando a los ojos hacia el interior. Ya no tiene la forma de cordón que antes presentaba, sino que ha ido ensanchándose progresivamente para dar paso a las masas oculares y demás elementos que las acompañan. Lo que antes era un cordón fibroso relativamente largo y delgado ocupado solamente por las expansiones pro-

fundas de las células retinulares (fibras visuales), se ha transformado en un ancho saco cilindráceo, algo aplastado (fig. 11, *F*), abierto por su parte externa y unido por la interna al neurilema que envuelve los ganglios cerebroides, con el que se continúa, ocupado ahora, no

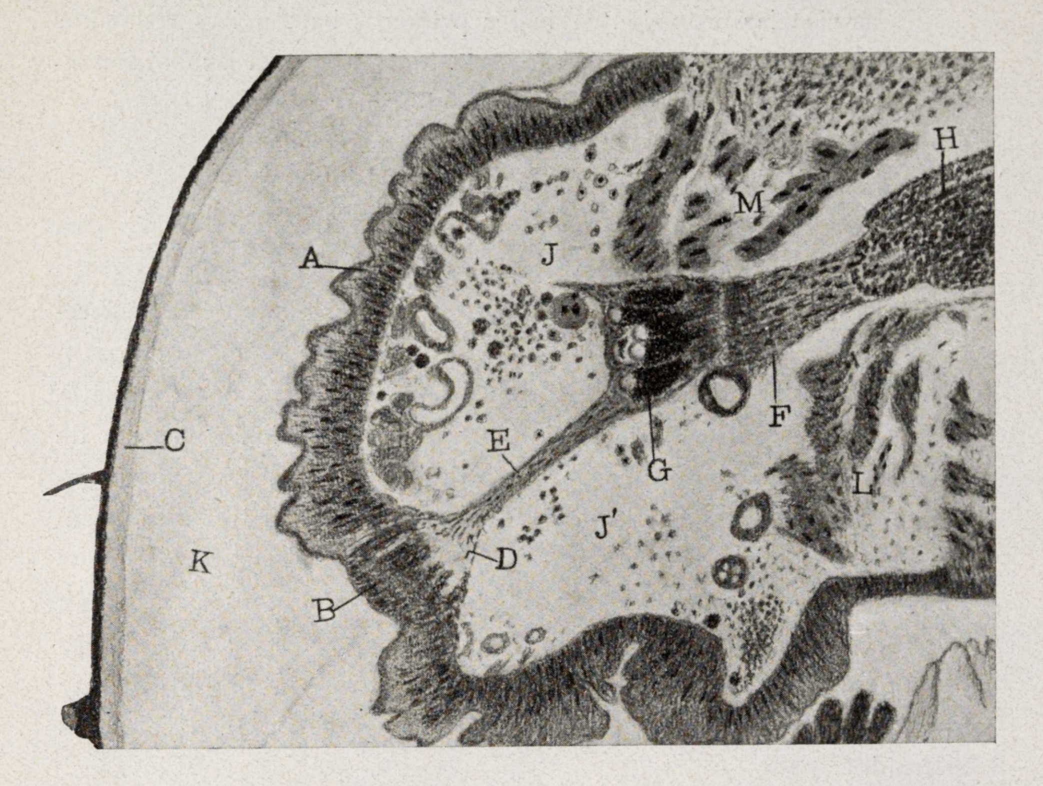


Fig. 11.—Parte izquierda de un corte de cabeza de oruga de *P. brassicæ* en tercer día de la crisalidación pasando por la región ocular. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 3, long. del tubo 180 mm., reduc. $^{1}/_{4}$). *A*, hipodermis nuevo; *B*, Primer esbozo del área ocular de la crisálida; *C*, cutícula; *D*, *E*, columnilla primitiva; *F*, nervio óptico de la oruga; *G*, restos de los ojos de la misma; *H*, ganglio cerebroide; *J*, *J'*, vesícula cefálica; *L*, *M*, masas musculares en disociación.

sólo por aquellas fibras, ya extremadamente cortas, sino por toda la masa ocular retraída (fig. 11, *G*).

En este período los ojos se han desligado del hipodermis (figura 11), y continúan su marcha emigratoria acercándose cada vez más a las masas ganglionares centrales, como si fueran atraídas por ellas; pero no llegan a ponerse en su contacto hasta muy cerca del final del período de crisalidación.

Aunque desligadas del hipodermis las masas oculares, el estuche o tubo que las contiene no queda libre y flotante en la vesícula cefá-

lica, sino que se mantiene unido a la membrana basal de aquél por una banda fibrosa que se extiende desde el borde externo del referido estuche hasta la cara profunda del hipodermis (figs. 11 y 12, *E*).

Esta banda constituye la columnilla primitiva por donde marchan las fibras visuales procedentes de los primeros bastoncitos retinianos de los ojos compuestos desde la zona epidérmica hasta las masas ganglionares centrales. Es, en una palabra, el primer esbozo de los paquetes de fibras postretinianas que formarán, en los adultos, la zona fenestrada de la retina intermediaria.

Ahora el hipodermis, ya profundamente modificado y libre o casi libre de sus conexiones con la antigua área ocular, se aleja progresivamente de las masas nerviosas cerebroides, determinando así un acrecentamiento de la vesícula cefálica. Los músculos y demás órganos internos, afectados por la histolosis han desaparecido casi por completo. Los ganglios cerebroides mismos han sido y están siendo asiento de un activo proceso histolítico por virtud del cual desparecen los órganos centrales larvales que no han de tener representación en los insectos adultos. Aquella vesícula está ocupada, aparte de los restos de los tejidos y órganos en disociación, por un líquido claro en el que nadan numerosos leucocitos, abundantes células fusiformes del tipo de las denominadas miocitos, aunque muchas de ellas son probablemente conjuntivas, y productos de la disgregación de los órganos y tejidos destruídos.

Al caminar hacia fuera el nuevo hipodermis va cubriéndose de una fina cutícula quitinosa (fig. 9, *d* y fig. 13, *c*), que formará luego la envoltura de la crisálida y al mismo tiempo rechaza los restos de todos los órganos y aparatos que han quedado por fuera de este nuevo hipodermis, aprisionados entre él y la envoltura externa de la oruga, como las glándulas (fig. 9, *K* y fig. 13, *J*, *K*). Tales materiales se desprenderán, por último, en unión de las envolturas del cuerpo al realizarse la última muda, la que dejará libre a la crisálida.

Frecuentemente esos despojos, que podemos llamar extradérmicos (fig. 9, *F*, *G*, *I*, *K*, *L* y fig. 13, *G*, *H*, *I*, *J*, *K*), residuos de tejidos y órganos destruídos, se pierden en las manipulaciones técnicas, en cuyo caso aparece vacío o casi vacío el espacio comprendido entre la envoltura exterior de la oruga y el hipodermis ninfal, como ha sucedido en las preparaciones de las figuras 11 y 12. Mas en el pro-

ceso normal todos esos despojos acompañan a la piel al desprenderse en la última muda, cuando termina el período de crisalidación.

Por último, hacia el final de este período el conducto o estuche, especie de viaducto por donde los órganos visuales caminan hacia el interior se halla extremadamente acortado y ensanchado (fig. 12, *F*); los ojos primitivos de las orugas, especialmente los cuerpos de las cé-

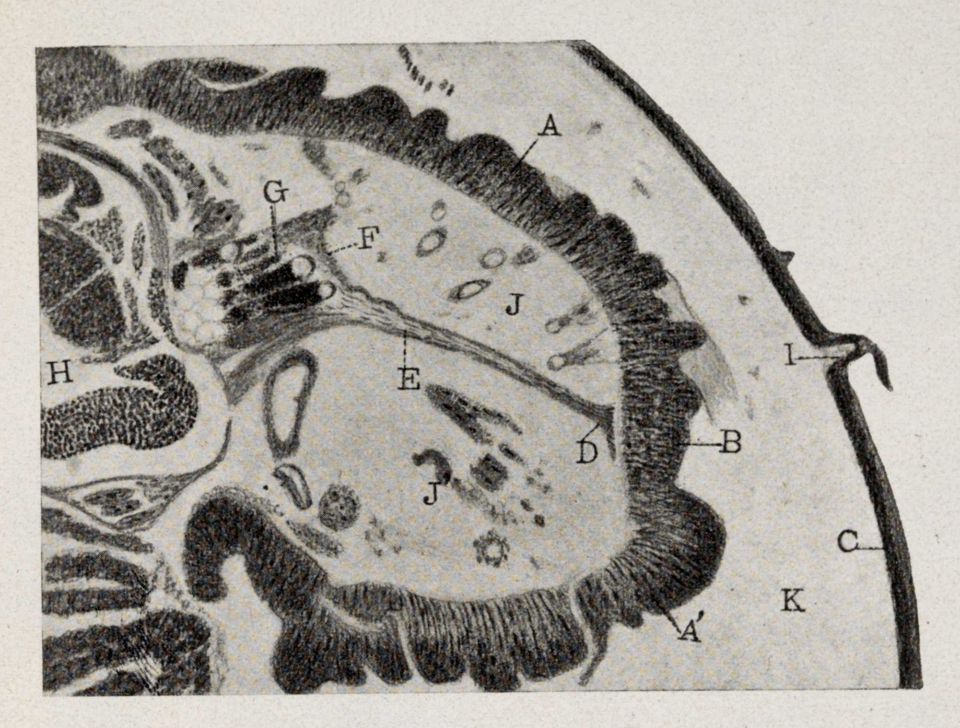


Fig. 12.—Parte derecha de un corte de cabeza de una oruga de *P. brassicæ* al final del período de crisalidación. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 3, long. del tubo 170 mm., reduc. $^1/_4$). *A*, hipodermis cefálico; *B*, primer esbozo del área ocular de la crisálida; *C*, *I*, cutícula; *D*, *E*, columnilla primitiva; *F*, *G*, restos del nervio óptico y de los ojos de la oruga; *H*, ganglio cerebroide en histolisis; *J*, *J'*, vesícula cefálica.

lulas retinulares se hallan ya en contacto con los ganglios cerebroides.

En esta época dichas células retinulares se van haciendo globosas sobre todo por sus cabos profundos.

En la vesícula cefálica se ven ya escasísimos residuos de los órganos histolizados y los mismos ganglios cerebroides presentan grandes porciones en pleno proceso histolítico, pudiendo observarse ahora, como en todo el tercio anterior de la crisalidación, extensos territorios en que la disgregación ha alcanzado un grado muy avanzado.

Desde que en este último tercio de la crisalidación los ojos de las orugas abandonan la formación hipodérmica y ésta, libre casi por completo de los lazos que la unían a los elementos emigrantes, avanza hacia fuera acrecentando la vesícula cefálica, principian a diferenciarse los territorios donde comenzarán a desarrollarse las formaciones oculares periféricas de las crisálidas y de los insectos perfectos.

Esas regiones (figs. 11; 12, *B* y 13, *A*), que hemos designado con el nombre de *áreas visuales primitivas,* están limitadas siempre por un surco más o menos profundo (fig. 9, *c*, *c'*) que las rodea y separa de las zonas circundantes.

Las áreas visuales, casi siempre de forma lenticular, están en relación con el cabo periférico del cordón fibroso o columnilla primitiva que, como antes hemos indicado, une el hipodermis con los restos del nervio óptico, ahora representado por el conducto o canal de emigración de los ojos. En ellas el hipodermis se muestra irregularmente estratificado, con aspecto muy distinto del que presenta en los territorios vecinos, en los cuales aparece, en general, formado por una sola capa de células muy largas dispuestas en empalizada.

En esa época se inicia también la diferenciación, en el seno del hipodermis de las áreas visuales, de los elementos celulares integrantes de la retina periférica de las ninfas e insectos perfectos (bastoncitos, células pigmentarias, elementos aisladores). Nosotros hemos demostrado, en efecto [1], que en orugas de *Pieris* que se hallaban en el tercer día de la crisalidación hay ya bastoncitos retinianos, cuyas expansiones profundas caminan por el interior de ese cordón, el cual se comporta como un verdadero neurilema.

Esto demuestra que la diferenciación de los elementos fotosensibles de la retina periférica de los ojos compuestos principia muy temprano, coincidiendo probablemente con el tiempo en que los ojos de las larvas abandonan el hipodermis en su movimiento emigratorio. Y parece demostrar también que la formación del cordón fibroso o columnilla antes mencionada se realiza de manera simultánea con el desarrollo de los elementos nerviosos que envuelve a modo de estuche.

La emigración de los ojos de las orugas y los fenómenos que la

[1] Sánchez y Sánchez (Domingo): «Sobre el desarrollo de los elementos nerviosos en la retina del *Pieris brassicæ* L.» *Trab. del Laborat. de Inv. biol. de la Univ. de Madrid,* tomos XVII, 1919 y XVIII, 1920.

acompañan son relativamente fáciles de observar en las especies de evolución lenta. El *Pieris* se presta muy bien a esa investigación por-



Fig. 13.—Corte frontal de la cabeza de una oruga de *P. brassicæ* en el tercer día del período de suspensión. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 5, long. del tubo 175 mm., reduc. $^1/_5$). *A*, porción del hipodermis de nueva formación, que constituye el área óptica del ojo compuesto de la crisálida; *B*, hipodermis de nueva formación; *C*, *F*, vesícula cefálica; *D*, columnilla o cordón nervioso primitivo de la futura zona fenestrada (plegado por la acción de los reactivos); *E*, porción de la masa nerviosa central donde se inserta la columnilla primitiva; *d*, *G*, *H*, *I*, residuos de órganos destruídos por histolisis; *J*, *K*, glándulas en vías de destrucción; *O*, pedículo cuticular de un ojo sencillo de la oruga, provisto de su córnea correspondiente; *b*, cutícula quitinosa de la oruga; *a*, *c*, escotaduras correspondientes a la sección del surco limitante del área visual; *e*, cutícula quitinosa que reviste las nuevas formaciones epiteliales.

que en los tres o cuatro días que suele durar el proceso de crisalidación pueden proporcionarse individuos en todas las fases. En la *Sericaria*, aunque ese período es algo más corto, dura lo suficiente para poder seguir con bastante precisión las formas, aspectos y relaciones que los ojos van presentando durante su emigración. Y los fenómenos presentan tales analogías en esas especies, que, dentro de ciertos límites y de una manera general, puede decirse que se realizan del mismo modo. Mas esto no quiere decir que no haya diferencias de unas a otras especies. Las hay, en efecto, aun cuando representen sólo modalidades adaptativas a los caracteres morfológicos y aun a los funcionales, según las costumbres, género de vida, etc.

Al final del período de crisalidación los restos de órganos y tejidos en histolisis han desaparecido por completo o casi por completo; la vesícula cefálica se amplía rápidamente; la columnilla fibrosa se extiende y la envoltura de la oruga, convertida en harapo inútil, se rompe dejando en libertad a la crisálida. Pero los elementos constitutivos de los ojos de aquella se conservan y perduran mucho tiempo, como veremos a continuación.

VI

Los ojos de las orugas durante el estado ninfal.

En el *Pieris* como en la *Sericaria*, cuando las crisálidas nacen, las formaciones que venimos estudiando difieren poco de las correspondientes a la fase final del período de crisalidación. Las diferencias que se observan dependen en gran parte, ya que no exclusivamente, de la expansión del hipodermis que, en esa fase, parece realizarse con más rapidez, como si hubiese estado algo contenida por la envoltura larval.

En ese momento de la evolución (fig. 14), la vesícula cefálica ha alcanzado grandes dimensiones; la cutícula quitinosa, ya muy resistente (fig. 14, *D*), forma la envoltura del cuerpo de la crisálida; la columnilla primitiva se ha extendido por completo o casi por completo, si bien es frecuente que ofrezca todavía una inflexión como la que se observa entre *G* y *E* de la figura citada; los restos de los órganos y tejidos intravesiculares distintos de los nerviosos han desapareci-

do casi por completo, y los ganglios, ya en pleno período de reconstitución, no muestran los vacíos o lagunas que ofrecían durante la crisalidación como consecuencia de la histolisis que experimentaron.

Pero los ojos de las orugas apenas si han adelantado algo en su emigración. Es que el camino que han de recorrer hasta el término

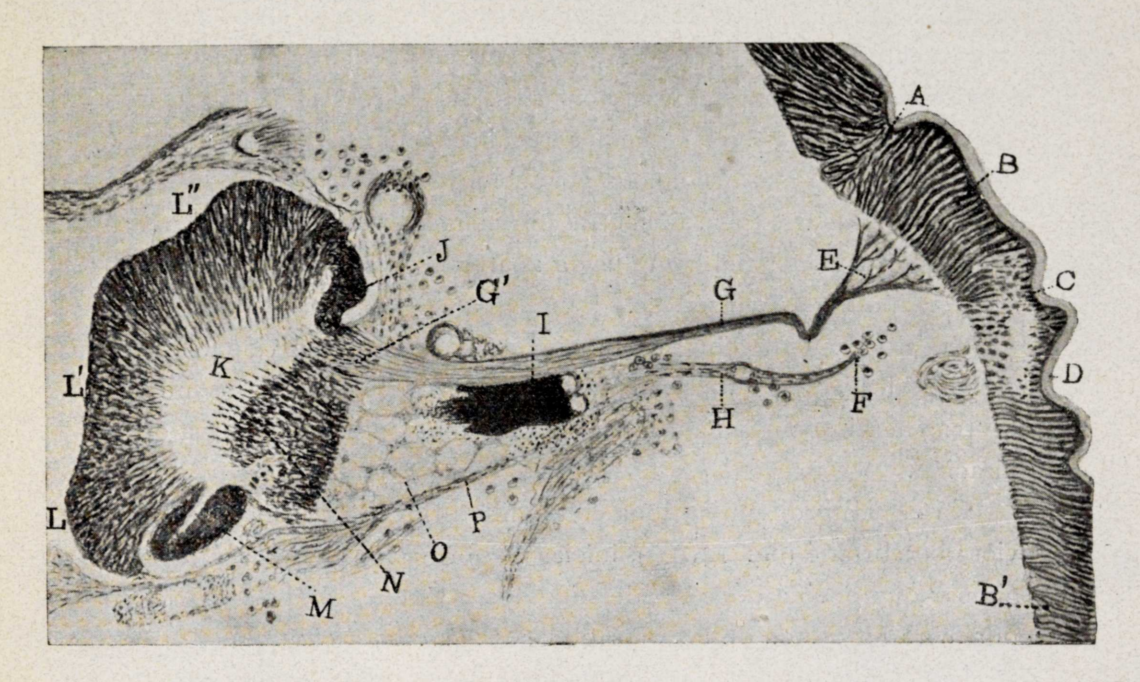


Fig. 14.—Porción de un corte casi horizontal de la cabeza de una crisálida de *P. brassicæ* en el momento de su nacimiento. Coloración con hematoxilina alumbre. (Prisma de dib. Leitz, Obj. 5, long. del tubo 170 mm). *A*, *C*, pliegues correspondientes al surco limitante de la zona ocular del hipodermis; *B*, hipodermis ocular (futura retina externa); *B'*, hipodermis general de la cabeza de la crisálida; *D*, cutícula quitinosa que reviste al hipodermis; *E*, ramificación de la columnilla o cordón nervioso primitivo de la zona fenestrada; *G*, *F*, columnilla primitiva; *H*, restos del nervio óptico de la oruga; *F*, extremidad externa del mismo rodeada de fagocitos; *I*, grupo formado por las retínulas y cristalinos de dos ojos sencillos de la oruga; *G'*, lugar donde principiaran a formarse las capas ganglionares de la retina intermediaria; *J*, Masa ganglionar que se incorporará en parte a la retina intermediaria; *K*, masa medular interna; *L*, *L'*, *L''*, corteza celular de la masa cerebroide; *M*, masa ganglionar posterior; *N*, región del kiasma interno; *O*, masa de globos retinulares (células retinulares de los ojos de la oruga); *P*, membrana fibrosa que formó parte del nervio óptico de la oruga (neurilema).

de su traslación es ya muy corto y la progresión apenas se advierte. En realidad, sólo las porciones más externas seguirán retrayéndose hacia adentro; porque, como se ve en la figura 14, las células retinulares, ya en contacto con lo que luego formará el epióptico o reti-

na profunda, se hallan allí detenidas y van adoptando la forma de globos o masas globosas irregulares de muy variadas formas y aspectos, fácilmente reconocibles por su tono claro característico (fig. 14, *O*).

A partir del nacimiento de las crisálidas y a medida que el tiempo pasa, la retracción de los ojos primitivos continúa, aunque sea lentamente, hasta quedar todos sus elementos agrupados en una masa relativamente pequeña e irregular, en la que se pueden ver todavía con los caracteres normales o casi normales, las masas pigmentarias, los cristalinos y los casquetes que los recubren con su misma forma y disposición. Esa masa se coloca por fuera de la masa ganglionar, única ahora, a cuyas expensas han de originarse, además del cerebro, todas las formaciones del complicado aparato visual del insecto perfecto a excepción de las periféricas.

Simultáneamente con ese movimiento de retracción final de los ojos larvales va haciéndose el desarrollo y adaptación de los nuevos centros nerviosos que han de cumplir las funciones de la nueva organización.

En el punto de unión de la columnilla primitiva con la masa nerviosa cerebroide (fig. 14, *G'*), iníciase la formación de un centro ganglionar que poco a poco va adelantándose y extendiéndose, cubriendo por fuera los restos de los ojos de las orugas.

Los elementos nerviosos formadores de esa masa ganglionar, que es el origen del *periόptico, lámina ganglionar externa o retina intermediaria*, parecen derivar, por división, de células de tipo embrionario procedentes del pliegue anterior (fig. 14, *J*) de la masa cerebroide.

A medida que la lámina ganglionar se desarrolla (como las demás formaciones internas de la cabeza de las crisálidas), crece también en espesor y en superficie la zona hipodérmica correspondiente al área visual, y entre una y otra van extendiéndose nuevas columnillas portadoras de expansiones profundas de las neuronas fotosensibles (fibras visuales) que han ido desarrollándose en los nuevos territorios retinianos.

Así va ocupándose la vesícula cefálica que, entre las columnillas o haces de fibras visuales, cada vez más numerosas y robustas, la proyección hacia fuera de la formación retiniana intermediaria (periόptico) y el espesamiento sucesivo de la zona hipodérmica visual (retina periférica) va quedando reducida a una banda más o menos estrecha,

según los grupos zoológicos, que no es otra cosa que la *zona fenestrada* de la retina intermediaria o *capa de las fibras postretinianas* de los autores.

Hacia la mitad de la vida ninfal, tanto en el *Pieris* como en la *Sericaria*, la lámina ganglionar ha alcanzado bastante desarrollo y está unida a la zona retiniana periférica (hipodérmica) por numerosas y robustas columnillas o haces de fibras visuales (fig. 15, *B*). Con ello

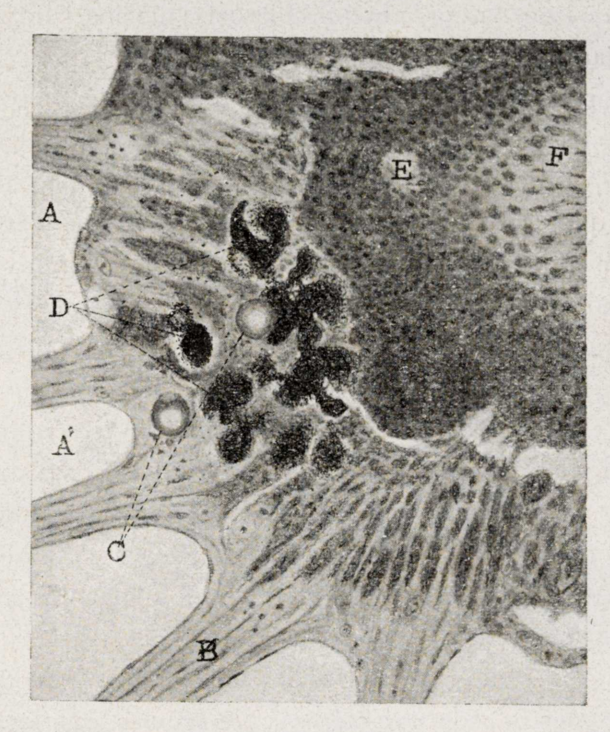


Fig. 15.—Porción de un ojo compuesto de crisálida de *Sericaria mori L.* (gusano de seda), de nueve días. *A*, *A'*, vesícula cefálica; *B*, columnillas o manojos de fibras ópticas que atraviesan dicha vesícula; *C*, cristalinos de los ojos de la oruga; *D*, pigmento de las células retinulares de los mismos; *E*, *F*, zona generatriz del epióptico. (Copia hecha con el aparato de Edinger).

ha disminuído notablemente la capacidad de la vesícula cefálica, de la cual queda todavía vacío un amplio espacio (*A*, *A'*) atravesado por dichas columnillas o manojos.

Allí se ven aún, entre el perióptico y el epióptico, los restos de los ojos de las orugas; pero ya no están íntimamente unidos entre sí formando una masa única, ni sus elementos conservan posición comparable con la que tuvieron en un principio, sino que se han disociado y separado más o menos completamente unos de otros, presen-

tando algunos signos claros de disgregación. Ahora los cristalinos (fig. 15, *C*) están independientes y desprovistos en su mayor parte del casquete o caperuza formada por sus células generadoras; las células retinulares aparecen total o parcialmente aisladas unas de otras, deformadas y como corroídas; el pigmento se presenta bajo forma de masas irregulares (fig. 15, *D*) y multitud de granos se ven diseminados en los territorios vecinos. Algunos de ellos, acaso muchos, habrán sido arrastrados por la corriente circulatoria que los habrá llevado a territorios lejanos.

Hállanse, por consiguiente, en esa época, los elementos constitutivos de los ojos primitivos bajo la acción, bastante adelantada para algunos, de un proceso de disgregación o disolución, de histolisis en una palabra, que acabará por disolverlos o destruirlos. Pero ese proceso debe ser sumamente lento, porque en época muy avanzada del desarrollo todavía los tales elementos presentan caracteres muy semejantes a los que acabamos de reseñar.

La figura 16 que procede de una crisálida de *Sericaria* de diez y seis o diez y siete días, es decir, muy próxima al término de este período de la vida, ofrece un interés extraordinario para darse cuenta cabal, no sólo de la lentitud del proceso de disociación de los elementos constitutivos de los ojos de las orugas, sino también de las relaciones de éstos con los correspondientes a los ojos compuestos de los insectos perfectos.

Vense en ella, en efecto, todas las formaciones que constituirán los ojos compuestos con caracteres y relaciones casi iguales a los que han de tener cuando, dentro de cuatro o cinco días, hayan adquirido su forma y constitución definitivas.

La retina periférica ofrece ya todos sus estratos y los elementos que los integran casi completamente desarrollados. La capa de las corneolas (*A*), la de los cuerpos o conos cristalinos (*B*) y la de los bastoncitos retinianos (*C*) han alcanzado espesor semejante al que han de tener en los ojos de los insectos adultos. Los elementos de cada omatidia están completos. La membrana basal o límitante (*D*) está enteramente constituída.

Otro tanto podríamos decir del epióptico (*J*), en el que se distinguen claramente los numerosos estratos que lo forman, y los métodos específicos ponen de manifiesto la complicada estructura que tienen

en los insectos perfectos, estructura de que nos hemos ocupado Cajal y nosotros recientemente [1].

En cuanto a la retina intermediaria, aun cuando sus estratos o formaciones están bastante desarrollados, es fácil apreciar que todavía les falta algo para alcanzar su completo desarrollo. La lámina ganglionar o perióptico (*F*) ha alcanzado gran espesor, y aparecen perfecta-

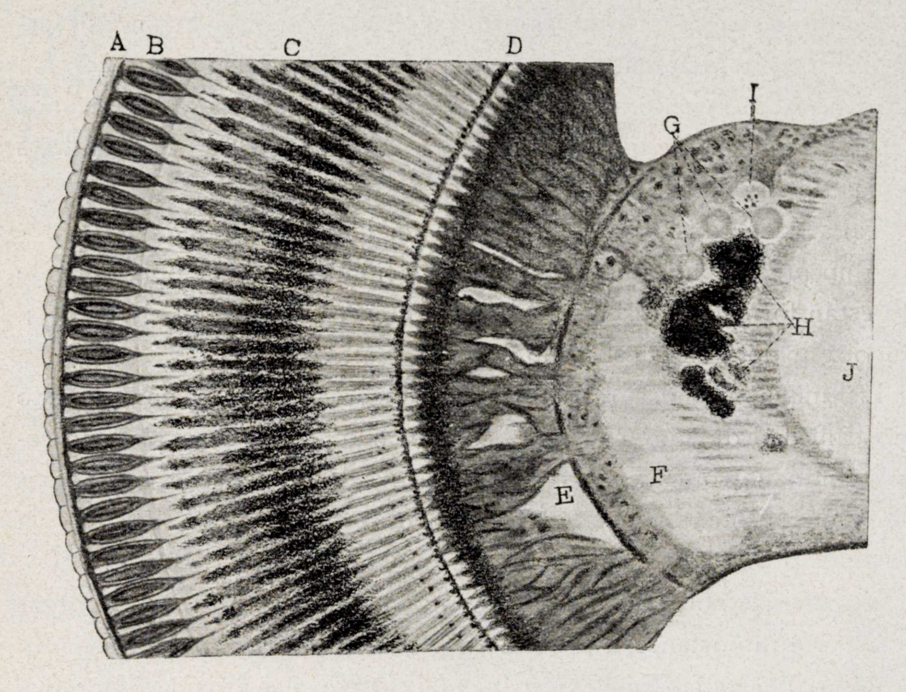


Fig. 16.—Porción de un ojo compuesto de crisálida de *Sericaria mori L.* (gusano de seda) de diez y seis días. *A*, zona de las corneolas; *B*, zona de los cuerpos cristalinos; *C*, zona de los bastoncitos; *D*, membrana limitante; *E*, zona fenestrada o de las fibras post-retinianas; *F*, perióptico; *G*, cristalinos de los ojos de la oruga; *H*, pigmento de las células retinulares de los mismos; *I*, epióptico. (Copia hecha con el aparato de Edinger).

mente definidas las capas de los granos y plexiforme que la forman; y las columnillas o manojos de fibras visuales son bastante cortas, dejando entre ellas pequeños espacios, que son los restos de la vesícula cefálica (*E*). Mas esos espacios han de disminuir más todavía, y son ocupados por troncos traqueales, cuando por el crecimiento de la lámina ganglionar la zona de las columnillas se reduzca a su mínimo es-

[1] Cajal (S. R.) y Sánchez (Domingo): «Contribución al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. Parte 1.ª. Retina y centros ópticos.» *Trab. de Laborat. de Invest. biol. de la Universidad de Madrid*, tomo XIII, 1918.

pesor, que se reducirá a un tercio próximamente del que tiene en la figura, cuando, al final del desarrollo, quede convertida en la llamada *zona fenestrada* o capa de las fibras postretinianas de los adultos.

Puede, por consiguiente, decirse, sin temor de incurrir en grave error, que en esa época están ya los ojos compuestos enteramente formados, y, sin embargo, es fácil reconocer todavía los elementos constitutivos de los ojos de las orugas, en vías de disociación, es cierto, pero con caracteres que permiten reconocerlos sin dificultad. En realidad no ha llegado aún a desaparecer ninguno de ellos, y algunos presentan aún caracteres semejantes a los que ofrecían en las fases medias de la vida de las crisálidas.

Tal sucede con los cristalinos que en la *Sericaria* (fig. 16, *C*), todavía no presentan indicios de la disociación de las tres porciones de que están formados, disociación que es bien manifiesta en el *Pieris* en la época análoga del desarrollo.

Las mismas células retinulares se conservan todavía, conteniendo gran cantidad de pigmento, aun cuando muchas de ellas parecen rotas y como corroídas en grado más avanzado, notándose numerosos granos de pigmento sueltos y diseminados en la vecindad, como ya habíamos observado en fases anteriores.

Y conviene notar que esa representación de los ojos de las orugas es bastante importante, a pesar de hallarse ya tan próximo el término del desarrollo ninfal. En el *Pieris* y en la *Sericaria* se observan con proporciones análogas a las que presentan en la figura 16, y aun mayores, lo menos en cinco o seis cortes, cuyo grosor medio puede estimarse en unas 20 ó 25 micras.

Dada la lentitud del proceso de disociación de esos materiales, puede creerse que los restos que aún quedan de los ojos de las orugas no acabarán de disgregarse y reabsorberse hasta muy cerca del nacimiento de los insectos perfectos. Acaso varios de ellos subsistan todavía durante algún tiempo de la vida de éstos.

Probablemente, el proceso adquirirá actividad mucho más considerable en los últimos momentos de la vida ninfal y los primeros de la de los insectos perfectos. La acción de la luz y los movimientos quizá contribuyan a determinar mayor actividad en el proceso histolítico, a la distribución de materiales plásticos y a la formación de otros. La rapidez con que adquieren color o refuerzan el que ya te-

nían las partes coloreadas de aquéllos, parecen indicar una rápida elaboración de pigmento o acaso más racionalmente la absorción y distribución de los que ya existían en el organismo, lo que exigiría la destrucción de los elementos donde aquellas substancias se albergaban y, por consecuencia, de las células retinulares que tan grandes cantidades de pigmento almacenaban.

Resulta, por consiguiente demostrado, sin que de ello quepa la menor duda, que durante todo el período de la vida ninfal y aun desde el último tercio de la larval, los ojos de las orugas y los compuestos de las crisálidas e insectos perfectos, existen simultáneamente, con entera independencia unos de otros; aquéllos, siendo asiento de un proceso regresivo o de disociación que acabará por hacerlos desaparecer completamente; éstos, por el contrario, de otro de formación y crecimiento que conduce a su completo desarrollo.

Así, pues, los ojos de las orugas, tanto en el *Pieris* como en la *Sericaria* y casi con seguridad en todos los lepidópteros, no toman parte alguna en la formación de los ojos compuestos de las mariposas. Estos se forman todos de nuevo y en lugar distinto del que ocupaban aquéllos en las orugas. La formación epidérmica o retina periférica corresponde por entero, como acabamos de ver, a una nueva formación hipodérmica, en la que van desarrollándose poco a poco, por un mecanismo semejante, en cierto modo, al observado por Johansen en la *Vanessa urticæ*, los elementos constitutivos de las omatidias del nuevo ojo. La retina intermediaria, que no tenía representación en los ojos primitivos, se forma toda de nuevo; y las masas ganglionares profundas se organizan también con elementos nuevos, después de haber sufrido los primitivos ganglios cerebroides los efectos del proceso histolítico que destruyó las formaciones nerviosas peculiares del estado larval que no han de tener representación en los insectos perfectos.